Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	Bruxelles Brussel	30-VI-1980
52	B I O L O G I E	7

LE DEVELOPPEMENT DE L'OPISTHONEPHROS DES POLYPTERES (POISSONS BRACHIOPTERYGIENS)

PAR

W. M. A. DE SMET

(Avec 22 figures dans le texte)

INTRODUCTION

Jusqu'ici peu d'intérêt a été accordé à l'opisthonéphros (rein définitif) des Polyptères (poissons brachioptérygiens). Pourtant, c'est un organe qui mérite une attention toute particulière, puisqu'il présente des avantages pour une bonne compréhension des structures opisthonéphrétiques des poissons en particulier et des vertébrés en général. Ceci est dû d'une part à l'indépendance quasi totale du système excréteur par rapport au système génital, et d'autre part au nombre élevé de segments consécutifs bien distincts, qui permettent de voir une transition graduelle entre les structures antérieures et postérieures, et qui ne révèlent aucune division en mésonéphros et métanéphros.

L'espèce *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER, qui a servi à la plupart des observations, puisqu'étant la plus générale, en est un bon exemple : son tronc remarquablement long abrite une cavité abdominale assez cylindrique, dont le toit est tapissé par du tissu opisthonéphrétique sur la quasi totalité de sa longueur. On peut reconnaître dans ce tissu une succession de quarante et une ou quarante-deux entités successives, dont aussi bien les antérieures que les postérieures révèlent relativement peu de différences réciproques dans leurs structures histologiques, ce qui permet une bonne comparaison entre elles. Cet opisthonéphros forme donc un ensemble bien déterminé et se distingue nettement de l'autre organe excréteur, le pronéphros, qui se trouve cranialement de lui (sa description fait l'objet d'une autre publication).

Les structures de l'ensemble opisthonéphrétique des Polyptères ne se laissent interpréter de façon convenable qu'après une étude de leur déve-

loppement. Or, jusqu'à présent peu de zoologistes ont eu l'occasion de disposer d'un matériel satisfaisant. En effet, d'une part la récolte de stades de développement en pleine nature africaine a été bien difficile et d'autre part l'élevage de spécimens en captivité n'a réussi que rarement. Les données sont donc toujours restées fragmentaires.

Cette lacune se réflète d'ailleurs dans l'étude présente, bien que celle-ci ait été entreprise dans trois instituts zoologiques disposant de matériel (Universités de Louvain, de Stockholm et de Glasgow). Malgré ces inconvénients les lignes générales du développement de l'opisthonéphros ont pu être établies, ce qui n'avait jamais été fait auparavant. Il m'est une agréable tâche de pouvoir les exposer ici.

MATERIEL D'ETUDE

Puisque chez les Polyptères les néphrons opisthonéphrétiques n'apparaissent que relativement tard au cours du développement, les stades les plus jeunes qui entrent en considération pour cette étude-ci, sont des spécimens de plus de 5 mm de longueur. Les spécimens entre 5 et 10 mm sont même d'une importance capitale. Parmi eux il y en a quatre qui se trouvent dans le matériel d'étude de l'Institut de Zoologie de l'Université de Glasgow et un dans celui de l'Institut de Zoologie de l'Université de Stockholm.

Les spécimens de Glasgow proviennent d'une expédition de J. S. BUDGETT au Niger en 1903, et ils ont été étudiés par J. G. KERR après la mort du précédent. Ces spécimens sont de longueurs respectives de 5,5 mm, 6,75 mm, 8 mm et 9,3 mm et appartiennent à l'espèce *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER. Ils présentent l'aspect typique de ce qu'on appelle des « larves » : des branchies externes. Ils avaient été coupés en totalité en sections de 5, 7, 8 ou 10 μ. Les coupes avaient été colorées à l'hématoxyline-éosine.

Dans le temps où cette étude sur le système excréteur a été faite (1961), M. le professeur M. YONGE était directeur de l'Institut mentionné et Mlle A. E. MILLER, lectrice d'Anatomie comparée, s'y occupait des collections embryologiques et conservait ce matériel très précieux. Ces deux personnes ont été si aimables d'offrir les possibilités de recherche : qu'elles en soient sincèrement remerciées. Nous remercions également le « British Council », qui a rendu possible le séjour à Glasgow.

L'Institut de Zoologie de l'Université de Stockholm possède une larve de 9,6 mm, appartenant à la même espèce. Cette larve provient de l'expédition de A. E. JOHNELS en Gambie en 1950. Elle avait été coupée en tranches de 7 et de 10 μ, lesquelles avaient été colorées à l'hématoxyline-éosine. L'état de développement de son opisthonéphros est bien plus avancé que chez la larve de 9,3 mm et présente donc un stade fort intéressant.

Dans les collections de ce même Institut à Stockholm il y a des séries de coupes d'un bon nombre de larves. Celles-ci avaient été récoltées en Gambie en 1931 pendant une expédition de G. S. O. SVENSSON. Elles appartiennent toutes à cette même espèce. Malheureusement les plus petites dépas-

sent les 24 mm, ce qui laisse un hiatus assez large entre elles et celles de 9,6 mm et de 9,3 mm. Plusieurs larves avaient été coupées en totalité et les coupes colorées à l'Azan : il y en a de 24 mm, 27 mm, 29 mm, 37 mm et 45 mm. De quelques autres larves on avait débité la partie antérieure de sorte que seule une partie limitée de l'opisthonéphros pouvait être examinée : il s'agit de spécimens de 24 mm, 29 mm, 32 mm, 36 mm, 76 mm et 101 mm; plusieurs méthodes de coloration avaient été appliquées. Une troisième larve de 29 mm était accessible à la recherche, mais elle avait été coupée selon le plan horizontal.

D'autre part on dispose dans cet Institut de coupes assez épaisses de spécimens de 45 mm et de 125 mm de l'espèce *Polypterus bichir bichir* GEOFFR. ST. HIL., et de 80 mm de *Polypterus bichir lapradei* (STEIND.). Une autre série de coupes, qui était d'ailleurs d'un intérêt spécial, était celle de tranches de 8 μ, provenant des 8 derniers segments opisthonéphrétiques d'un spécimen de 62 mm de l'espèce habituelle *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER.

Ces examens intéressants ont été possibles grâce à la bienveillance de M. le professeur L. SILEN, directeur de cet Institut, et de M. le professeur émérite T. PEHRSON, directeur honoraire. Une bourse d'études du « Svenska Institutet » avait rendu possible ce séjour à Stockholm. Il m'est un devoir agréable de remercier par cette voie toutes les personnes qui ont contribué à la réussite de ces recherches.

Une autre partie des investigations a été réalisée au laboratoire d'Anatomie comparée et d'Embryologie de l'Institut de Zoologie de l'Université de Louvain. M. le professeur G. VANDEBROEK (mort en 1977), directeur de ce laboratoire, a le grand mérite d'avoir attiré notre attention sur le manque de connaissance du système excréteur des Polyptères. Il a encouragé les études dans ce domaine et a mis à notre disposition des exemplaires vivants de *Polypterus retropinnis retropinnis* VAILLANT et des spécimens d'autres espèces, récoltés en Afrique. Les recherches avaient été entreprises d'abord sur de tels spécimens mais après l'investigation des larves, ce matériel a servi plutôt pour compléter les données qu'on avait obtenues dans les stades de développement. Un bon nombre de ces recherches à Louvain ont été effectuées grâce à un mandat du Fonds national de la Recherche scientifique. Il m'est un agréable plaisir de remercier M. le professeur G. VANDEBROEK et le Fonds national de la Recherche scientifique (Nationaal Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek).

Le travail a été complété à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen), où le directeur, M. le prof. A. CAPART, a montré une grande compréhension à cet égard, ce dont nous le remercions bien vivement. La rédaction de cette publication a été effectuée au moment où l'auteur appartenait à l'Institut d'Histologie et d'Anatomie microscopique (Instituut voor Histologie en Microscopische Anatomie) du Centre Universitaire de l'Etat à Anvers (Rijksuniversitair Centrum te Antwerpen), dont le directeur est Mme le prof. M. H. A. DE GROODT-LASSEEL.

PREMIER CHAPITRE

L'APPARITION DES NEPHRONS

AVANT-PROPOS

Les stades de développement chez lesquels on remarque l'apparition d'une première série (ou génération) de néphrons opisthonéphrétiques, les néphrons primaires, sont des spécimens de plus de 5 mm de longueur totale.

Dans notre matériel d'étude il s'agit des cinq pièces suivantes (dont quatre appartiennent aux collections de l'Institut de Zoologie de l'Université de Glasgow) :

— une larve de 5,5 mm, âgée de 5 jours; BUDGETT l'avait nommée la larve 17; dans la division de KERR elle représente le stade 31,
— une larve de 6,75 mm, âgée de 6 jours; larve 18; stade 32; elle avait été coupée selon le plan sagittal; plusieurs coupes ont été endommagées plus tard, ce qui ne permettait pas de bonnes observations,
— une larve de 8 mm âgée de 7 jours; larve 19; stade 33,
— une larve de 9,3 mm, âgée de 12 jours; larve 20; stade 36; ayant été fixée plusieurs heures après sa mort, elle montre une décomposition de ses tissus,
— une larve de 9,6 mm, appartenant aux collections de l'Institut de Zoologie de l'Institut de Stockholm.

Il est dommage qu'aucune larve entre 10 mm et 24 mm ne fût disponible; elle aurait permis une description plus complète. Cependant, le schème général de cette première apparition de néphrons est déjà tellement établi chez la larve de 9,6 mm, qu'on peut facilement se faire une idée de la totalité du processus.

A. Considérations générales sur les néphrons primaires

Afin de mettre en évidence les circonstances dans lesquelles les premiers néphrons font leur apparition, il est nécessaire de signaler d'abord plusieurs particularités de la morphologie des larves de 5,5 mm à 9,6 mm.

Chez ces larves le processus de la métamérisation est arrivé à sa fin, ayant causé l'existence d'une soixantaine de métamères (le nombre normal chez *Polypterus senegalus senegalus*). Les dérivés les plus caractéristiques de ces métamères sont les segments musculaires. Ce sont eux qui serviront dorénavant à la numérotation. En employant cette numérotation il faut tenir compte du fait que chez la larve de 5,5 mm les structures musculaires du premier métamère sont en train de s'atrophier et que les suivants com-

mencent à envelopper les structures occipitales du crâne. Ceci signifie que dès ce stade le premier vrai segment musculaire correspond à ce qui était le deuxième métamère embryonnaire (pour plus de détails : voir l'étude sur les structures occipitales). Chez les larves de 5,5 mm à 9,6 mm on peut donc voir une belle succession de segments musculaires dès la région occipitale jusqu'au bout de la queue; la figure 1 en donne un exemple chez la larve de 8 mm.

Chez la larve de 5,5 mm la masse vitelline était déjà peu volumineuse. Elle l'est moins chez la larve de 6,75 mm et encore moins chez celle de 8 mm. Chez celles de 9,3 mm et 9,6 mm elle a complètement disparu. Remarquons que cette masse se trouve sous la première dizaine de segments musculaires (fig. 1).

Dans ces stades-ci le pronéphros est vers son maximum de développement. Il est un organe paire, qui possède de chaque côté du plan médian des glomérules plus des tubes et des conduits; ceux-ci convoient du liquide vers le cloaque. Les tubes et les portions antérieures des conduits montrent un nombre élevé de circonvolutions, qui se situent dans la partie tout antérieure du tronc (fig. 1). Le pronéphros est donc une partie tout à fait particulière du système excréteur, ayant subi un développement tout spécial. Par son origine il était limité aux six métamères antérieurs (pour plus de détails voyez l'étude sur le pronéphros).

Si l'on comprend par le nom d'« opisthonéphros » toute partie du système excréteur qui n'est pas le pronéphros, — ce qui est la signification que KERR y a attribuée en 1919, — on peut bien dire que la limite antérieure de cet organe se trouve tout juste derrière le pronéphros. Il convient donc de bien situer cette limite. Or, puisque chez la larve de 5,5 mm l'épimère du métamère I se trouve en pleine atrophie, les segments musculaires ont dorénavant une autre numérotation que celle des métamères (voir plus haut). C'est donc dans la région du sixième segment musculaire (provenant du métamère VII) que se trouve la limite antérieure de l'organe. Mais puisque pendant la vie larvaire les segments musculaires antérieurs vont envelopper davantage la région occipitale du crâne (ce qui a été décrit dans une étude sur cette région), la succession de ces segments ne se reconnaîtra plus facilement et on risque de perdre de vue la situation exacte du sixième segment musculaire. Heureusement à ces mêmes stades des bons points de référence font leur apparition sous forme de plusieurs structures cartilagineuses. Or, tel qu'il a été établi dans l'étude sur la région occipitale, la première vertèbre de la colonne vertébrale, se montre dans le myoseptum entre le cinquième et le sixième segment musculaire. Ceci veut donc dire qu'elle est apparue au niveau où se trouve tout juste la limite antérieure de l'opisthonéphros. Ce sera, en effet, une grande aide pour les interprétations dans les stades suivants : la limite antérieure de l'opisthonéphros se trouve en dessous de la première vraie vertèbre. En d'autres mots, on pourrait dire que chez les Polyptères le pronéphros est dérivé des métamères qui contribuent à la formation de la partie postérieure de

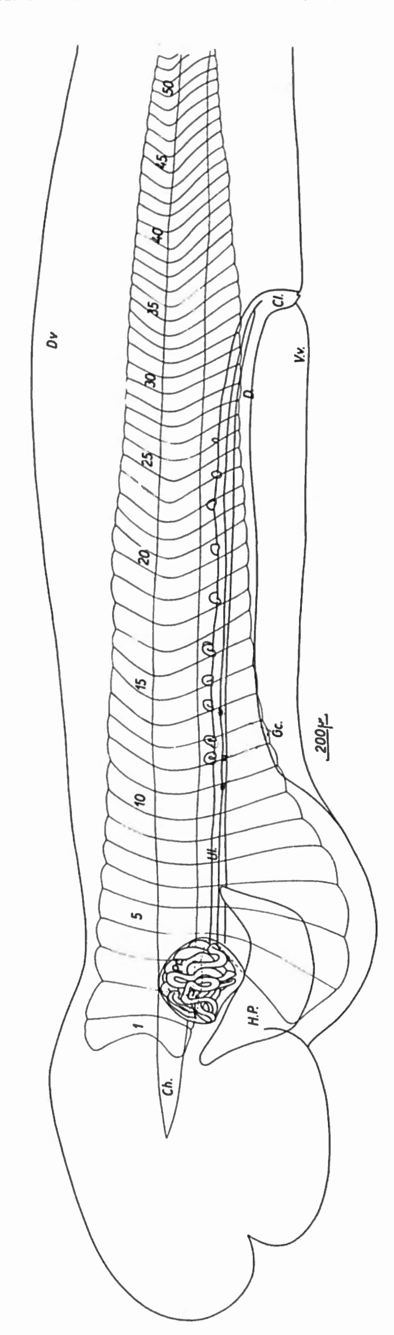


Fig. 1. — Image générale des structures excrétrices du côté gauche de la larve de 8 mm. Les chiffres indiquent les segments musculaires. — Ch. : chorde dorsale — Cl. : cloaque — D. : intestin — D. v. : nageoire dorsale — Gc. : gonocytes — H. P. : hépato-pancréas — Pr. : pronéphros — Ul. : conduit urinaire — V. v. : nageoire ventrale.

la tête et que l'opisthonéphros est dérivé des métamères qui forment le tronc.

Les conduits pronéphrétiques se sont allongés au fur et à mesure que l'animal s'est accrû. Mais de façon primordiale leur allongement a dépendu de la position du cloaque. Répétons ici ce qui a déjà été signalé dans l'étude sur le cloaque (DE SMET), notamment que la position du cloaque subit des déplacements : au début de la vie larvaire le cloaque reste stationnaire au niveau du 30me segment musculaire (ce qui est le cas chez les larves de 5,5 mm et 6,75 mm), puis il se déplace en arrière quand l'intestin se développe (ce qui est le cas chez les larves de 8 mm, 9,3 mm et 9,6 mm), ensuite il atteint une position définitive au niveau du 46me ou 47me segment musculaire (dans le matériel d'étude c'est le cas chez les spécimens de plus de 24 mm). Il se comprend donc que chez la larve de 9,6 mm des néphrons peuvent occuper des emplacements situés derrière ceux où le cloaque se trouvait chez des larves plus jeunes (voyez tableau I).

L'espace entre les deux conduits pronéphrétiques est grandement occupé par la veine cardinale postérieure. Celle-ci est issue de la coalescance de deux veines séparées, une gauche et une droite (DE SMET, 1969). Dans le peu de tissu mésenchymateux qui flanque cette veine, on rencontre des cellules qu'on peut qualifier de « néphrogènes ». A section transversale, l'ensemble de veine cardinale postérieure, conduits pronéphrétiques et tissu mésenchymateux avec cellules néphrogènes, représente un trapèze dont la configuration est représentée à la figure 3d et dans les figures de l'étude sur les cellules germinales (DE SMET, 1970b). La grande base de ce trapèze est occupée par les hypomères ou plaques latérales (1), dans lesquels une cavité péritonéale fait son apparition (voir dans l'étude sur les cavités mésodermiques, DE SMET), et par le mésentère; les côtes du trapèze se trouvent dessinées par les muscles du tronc; la petite base touche à l'aorte, qui est surmontée par la chorde dorsale.

La configuration qui se dessine avant l'apparition des néphrons est de grande importance. On voit une veine cardinale postérieure qui a poussé le tissu néphrogène vers le côté, ce qui a comme conséquence que ce tissu se remarque à peine (voir fig. 2 de l'étude sur les cellules germinales, DE SMET, 1970b). Ce tissu se distingue d'ailleurs mal du tissu mésenchymateux environnant. Nulle part ce tissu n'est abondant et à plusieurs endroits il fait complètement défaut. Ces nids isolés de tissu néphrogène seront pourtant responsables de la formation des néphrons.

Les néphrons primaires apparaissent selon une disposition plus ou moins métamérique (tableau I, figs. 1 et 2). Ceci est bien remarquable puisque on ne s'y attendrait pas. En effet, la métamérisation embryonnaire des Polyptères a été bien remarquée pour les épimères ou myotomes (2), mais moins pour les mésomères ou néphrotomes et pas du tout pour les hypomères ou plaques latérales. Chez les mésomères antérieurs, cette métamé-

(1) Le terme de « hypomère » est employé ici dans le sens de « plaque latérale », tel que le font la plupart des auteurs. Mais certains lui donnent une autre signification.
(2) Ici aussi les auteurs ne s'accordent pas sur la signification du terme.

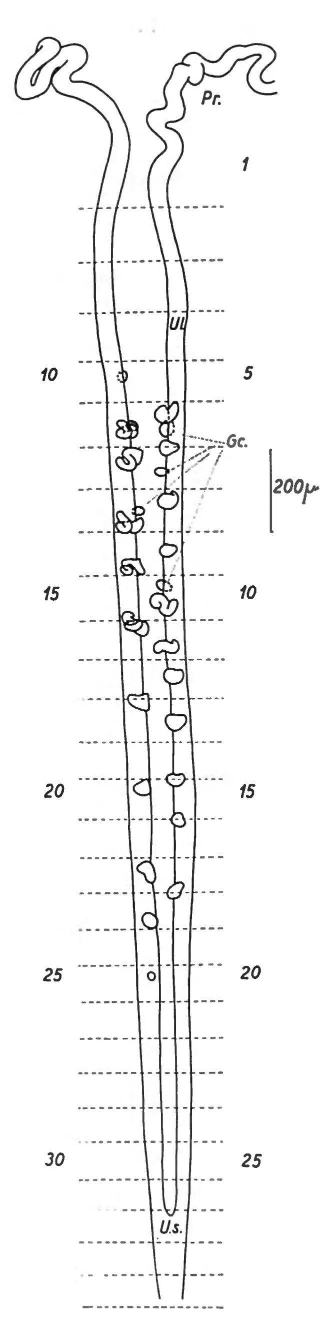


Fig. 2. — Reconstruction graphique de l'opisthonéphros d'une larve de 8 mm (comparez à la fig. 1). Vue dorsale. Les chiffres du côté gauche indiquent les segments musculaires, ceux du côté droit les segments opisthonéphrétiques futurs. — Gc. : gonocytes — Pr. : pronéphros — Ul. : conduit urinaire — U. s. : sinus urinaire.

risation s'était plus ou moins conservée, mais elle s'était perdue lors de la morphogénèse du pronéphros. Chez les mésomères suivants les cellules s'étaient tellement dissociées que toute trace de métamérisation semblait avoir disparu. Il n'est point clair si la disposition métamérique, qui réapparaît lors de la formation de néphrons est due à une conservation de la division métamérique du tissu néphrogène, ou bien si elle est provoquée par un effet inducteur de structures métamériques tels les nerfs spinaux, dont l'effet inducteur a déjà été démontré dans d'autres cas (GRUENWALD).

Il est un fait étonnant que les néphrons tardent si longtemps d'apparaître, pas seulement chez les Polyptères, mais chez la plupart des anamniotes. Depuis le début de la vie embryonnaire jusqu'à un stade déjà avancé de la vie larvaire, aucune néphrogénèse ne s'était manifestée dans le tissu néphrogène, quoique celui-ci se trouvât déjà en place après la dissociation des zônes mésomériques. Chez les Polyptères ce n'est qu'à partir du stade de la larve de 5,5 mm que les premiers néphrons apparaissent l'un après l'autre.

Une explication de cette apparition tardive peut être la suivante : il est bien probable que l'apparition de néphrons soit due à une induction par le conduit pronéphrétique. D'ailleurs il a déjà été démontré chez des amphibiens que la proximité immédiate (à moins de 80 μ) de ce conduit serait nécessaire pour ce phénomène (CAMBAR). Or, puisque les conduits étaient déjà présents pendant les stades précédents, mais ne causaient pas d'induction, le fait de cette proximité mérite l'attention. En effet, la figure 3 laisse voir d'une façon schématique comment pendant le début de la vie larvaire la concentration des structures vers le plan médian se met en marche, au fur et à mesure que la masse vitelline se résorbe et que les segments musculaires occupent de plus en plus les parties latérales du

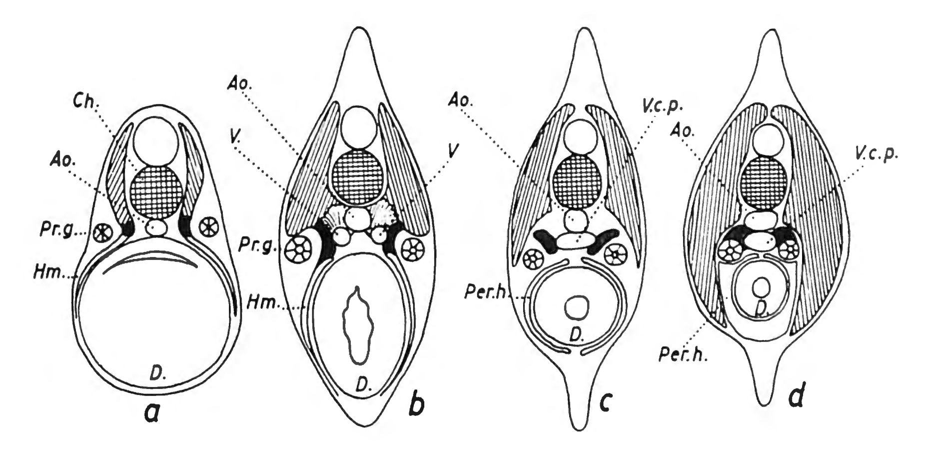


Fig. 3. — Représentation schématique de plusieurs transformations qui s'opèrent pendant la croissance de l'embryon et de la jeune larve. Les zones noires indiquent les structures néphrogènes, les lignes obliques les structures musculaires. — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — D. : intestin — Hm. hypomère (sens original du mot) — Per. h. : cavité péritonéale — Pr. g. : conduit pronéphrétique — V. : veine — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

corps. Il suffit donc que le tissu néphrogène soit coincé contre les conduits pronéphrétiques, d'une part par la veine cardinale postérieure et d'autre part par les segments musculaires, pour que ce tissu puisse subir l'influence inductrice de ces conduits. Il se comprend alors que cet état d'induction doit correspondre à un stade de développement bien déterminé, ce qui expliquerait l'apparition tardive des néphrons.

Chez les larves de 5,5 mm à 9,6 mm le nombre de néphrons s'accroît continuellement par la formation de nouvelles ébauches qui (dans la plupart des cas) font leur apparition derrière les précédents. Il y a donc un accroissement en nombre en sens postérieur. Comme cela se remarque au tableau I, la zone des ébauches s'étend chez la larve de 5,5 mm dès le niveau du 10me segment musculaire jusqu'au niveau du 18me. Mais chez la larve de 9,3 mm cette zone va déjà jusqu'au niveau du 29me segment. Chez la larve de 9,6 mm les ébauches se rencontrent sensiblement plus loin en sens postérieur, notamment jusqu'au niveau du 39me segment, où se trouve d'ailleurs le cloaque de cette larve.

Mais chez cette même larve de 9,6 mm un autre phénomène se présente : de nouvelles ébauches se rencontrent en avant de cette série de néphrons. Ce nouveau phénomène se trouve confirmé d'ailleurs chez des larves plus âgées : les néphrons y occupent une zone qui s'étend dès le niveau du 8me segment musculaire jusqu'au niveau de l'anus (ce qui est le niveau du 46me ou du 47me segment musculaire chez ces larves).

Les premières ébauches se sont donc formées dans la région qui se trouvait tout juste derrière la masse vitelline (fig. 1). Puis elles sont apparues plus caudalement. Ce n'est qu'après la disparition complète de la masse vitelline que des ébauches ont fait leur apparition dans la région antérieure du tronc. Tout ceci peut s'expliquer par des arguments qui ont été exposés plus haut : l'approximation entre conduit pronéphrétique (l'inducteur) et tissu néphrogène provoquerait l'apparition des néphrons et serait responsable des successions bizarres dans leur apparition.

Chez les larves de plus de 24 mm le pronéphros s'atrophiera, mais les conduits pronéphrétiques subsisteront comme conduits excréteurs de l'opisthonéphros. Il faut noter que chez les Polyptères à aucun stade ces conduits ne participent à l'évacuation des produits génitaux. Il n'est donc pas conseillé de les appeler des canaux de Wolff. C'est pourquoi dans cette étude-ci on les nommera les conduits excréteurs ou conduits urinaires.

B. Le mode de développement des néphrons

Chez les Polyptères les néphrons ne se développent pas selon la façon qui est communément citée comme exemple classique et qui a été décrite chez les Elasmobranches et les Gymnophiones: allongement du mésomère, suivi de transformation en néphron, plus isolation d'un bouton dont s'édifiera un néphron de catégorie suivante. Le néphron des Polyptères prend son origine tout simplement dans le tissu néphrogène sous forme d'une

concentration de cellules, qui se transforme en structure bien définie, — donc selon la façon qu'on retrouve chez la plupart des Vertébrés.

Chez les Polyptères l'apparition de nouveaux néphrons se présente en principe durant toute la vie. On peut donc même en rencontrer des exemples chez des exemplaires adultes (ce qu'on peut voir d'ailleurs à la fig. 21), mais chez les larves on voit ces phénomènes le mieux.

Pour une étude détaillée du mode de développement la plupart des néphrons de la première génération (et quelques-uns de la deuxième) se montrent être les plus indiqués, puisque chez eux le processus de la formation est en somme plus complet que chez les autres; en effet, un canal péritonéal y apparaît, ce qui n'est plus le cas pour les néphrons qui s'édifient après. Ces néphrons de première génération sont donc les plus typiques. Leurs développement a été schématisé dans la figure 4.

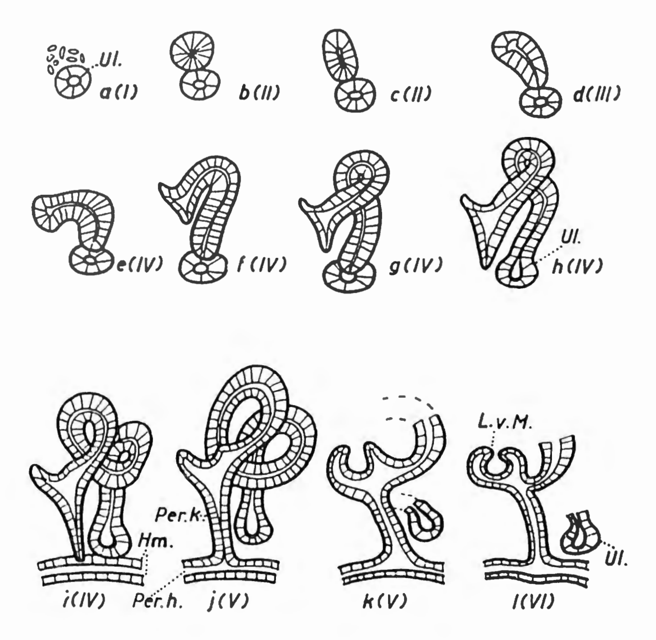


Fig. 4. — Illustration schématique du développement d'un néphron primaire. Les chiffres romains indiquent les stades conventionnels. — Hm. : hypomère (sens original du mot) — L. v. M. : corpuscule de Malpighi — Per. k. : canal péritonéal — Per. h. : cavité péritonéale — Ul. : conduit urinaire.

Plusieurs stades typiques se font distinguer dans le développement de ces néphrons. On peut y appliquer la division qui avait été proposée par NIEUWKOOP pour les néphrons des Urodèles et qui parle de cinq stades; le stade numéro six serait alors celui du néphron complet.

La larve de 9,6 mm se montre être la plus indiquée pour une telle étude, puisqu'elle contient des exemples de tous les stades de développement depuis celui d'une première concentration de cellules (le stade I) jusqu'à

celui de néphrons bien établis (stade VI). Ses ébauches sont assez éloignées l'une de l'autre et donc bien distinctes. Le tableau I montre d'ailleurs leur dispersion. Il en ressort que l'on peut rencontrer les stades successifs en examinant les ébauches successives d'arrière en avant. Quelques exemples caractéristiques se rencontrent dans les figures 5 à 9.

Stade I : la concentration des cellules (fig. 4a). — L'ébauche se préforme à la suite d'une concentration de cellules. Celles-ci sont à forme ovoïde ou prismatiques et à confins bien distincts. Leur cytoplasme est basophile et ne contient jamais des inclusions vitellines, même pas chez les larves à réserve vitelline. Leur noyau est assez fusiforme, avec un ou deux nucléoles. Les divisions nucléaires y sont nombreuses.

Chez les jeunes larves cette concentration de cellules se trouve toujours placée du côté dorsal du conduit urinaire. Chez des spécimens plus avancés, elle va se trouver plutôt du côté médial de ce conduit. Chez des spécimens mi-adultes et adultes elle s'édifiera le long de la partie distale d'un néphron d'autre génération.

Stade II : le corpuscule sphéroïde ou ovoïde (fig. 4b-c). — Bientôt les cellules s'arrangent de telle façon qu'elles dessinent un corpuscule sphéroïde, qui se distingue nettement du tissu environnant. Son diamètre est de 20 à 25 μ. Les cellules sont pyramidales et ont leur apex dirigé vers le centre de l'ébauche; leurs bases forment le contour général. Le noyau est fusiforme à ovoïde.

Une cavité peut déjà faire son apparition entre les apex des cellules; elle est la préformation de la lumière du néphron (fig. 4b). Elle apparaît donc remarquablement tôt chez les Polyptères. Dans les cas d'ébauches qui se forment chez les spécimens adultes, cette cavité est bien évidente, même à ce stade-ci (fig. 21).

Entretemps la forme sphéroïde du corpuscule passe à une forme ovoïde par le fait qu'un des diamètres s'accroît davantage. La lumière ne reste pas bien au centre, mais est déplacée vers le pôle qui est le plus éloigné du conduit urinaire. Ceci est dû à un réarrangement des cellules, qui va de pair avec leurs divisions continuelles. Tous ces phénomènes se comparent d'ailleurs assez bien aux mouvements cinématiques qui ont été décrits dans la formation des chambres pronéphrétiques (voir l'étude sur le pronéphros).

Stade III : le corpuscule oblong (fig. 4d-e). — Le diamètre le plus long du corpuscule s'accroît de telle façon qu'une forme oblongue apparaît. Le pôle qui est le plus éloigné du conduit urinaire et où la lumière est la plus évidente, se gonfle un peu en forme de massue. Les cellules qui entourent cette lumière, s'aplatissent davantage. Voilà que se dessine une différence entre la partie qui va devenir la capsule de Bowman et la partie qui va être le tubule.

Chez les jeunes larves l'ébauche atteindra le conduit urinaire et fera intrusion entre ses cellules, jusqu'à arriver à sa lumière. Mais chez des spécimens plus âgés ce conduit est enveloppé par une gaine qui empêche

une pénétration; dans de telles circonstances l'ébauche peut rester longtemps sans contact avec le conduit et peut s'accroître en longueur jusqu'à atteindre un autre néphron avec lequel elle entrera en communication.

Stade IV : le tubule à coude (figs. 4f, g, 5). — Les nombreuses divisions cellulaires plus le réarrangement continuel des cellules provoquent un allongement de l'ébauche, de sorte que dorénavant on peut parler d'un tubule. Un bout s'applique au conduit urinaire (ou à un autre néphron) et l'autre bout est gonflé en massue. Puisque l'allongement se fait continuellement et puisque les deux bouts ne sont pas facilement déplacés dans le tissu environnant (l'un étant fixé au conduit urinaire et l'autre étant plus volumineux), un plissement va se manifester dans cette structure tubulaire. Bientôt une forme de coude y apparaît.

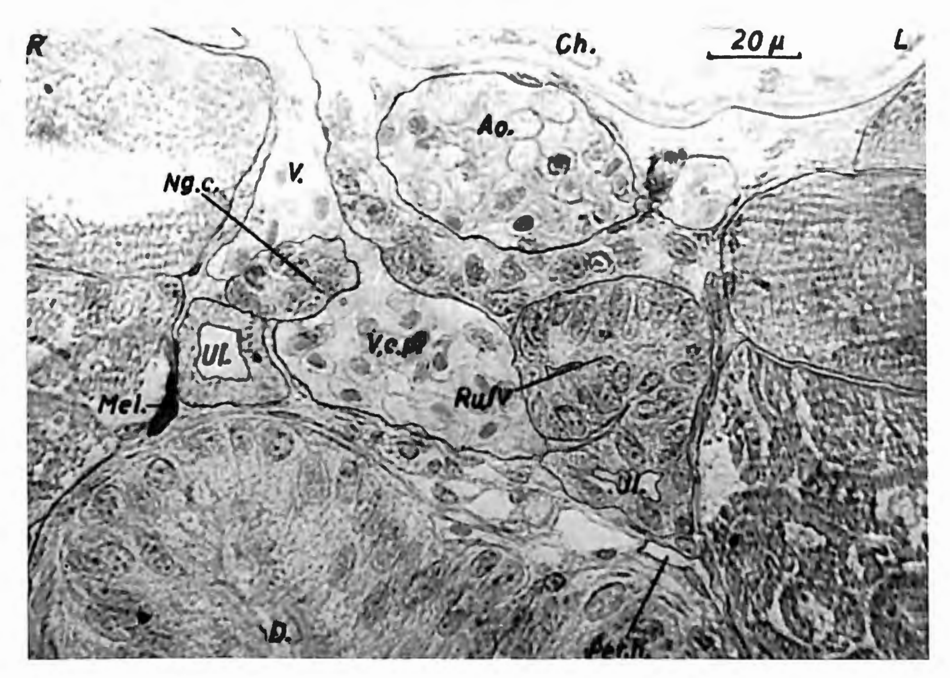


Fig. 5. — Section transversale de la région opisthonéphrétique d'une larve de 9,6 mm au niveau du 30e segment musculaire. Epaisseur de la section : 7 μ. Exemple d'un néphron dans son stade IV. — L : gauche — R : droit — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — D. : intestin — Mel. : mélanocyte — Ng. c. : cellules néphrogènes — Per. h. : cavité péritonéale — Ru. IV : ébauche de néphron dans son stade IV — Ul. : conduit urinaire — V. : veine — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

Signalons déjà maintenant que ce premier pli va se retrouver plus tard dans l'orientation générale du tubule, même lorsque plusieurs autres plis seront apparus. La partie comprise entre la future capsule de Bowman et le pli deviendra le segment proximal du néphron, l'autre deviendra le segment distal.

A ce stade-ci l'origine de la capsule de Bowman se dessine déjà bien par le fait que la lumière y est bien distinguable (ce qui n'est pas toujours le cas pour les autres parties du tubule) et par le fait que les cellules du sommet s'aplatissent manifestement. Chez les néphrons primaires cette partie assume l'aspect d'une pyramide dont la base touche à la veine cardinale postérieure (fig. 5).

La plupart des néphrons primaires (et quelques-uns parmi les néphrons secondaires de la région postérieure) montrent à ce stade-ci la formation d'un canal péritonéal (fig. 6 : côté gauche de la larve). Il s'agit d'une strie de cellules qui sort de la future capsule de Bowman et se dirige vers la cavité péritonéale en pénétrant entre la veine cardinale postérieure et le conduit urinaire. Dans le cas de plusieurs néphrons, la formation de ce canal reste limitée à cette strie-ci, mais dans le cas de la plupart son développement continue en laissant voir la pénétration de la lumière de la capsule de Bowman entre ses cellules (fig. 7 : côté droit de la larve). Des expansions protoplasmiques des cellules se retrouvent alors dans cette lumière sous forme de cils (fig. 8, côté droit de la larve).

Entretemps le tubule s'allonge davantage. Dans le cas des ébauches des néphrons primaires, peu d'espace est disponible pour les circonvolutions des tubules, de sorte que celles-ci sont fort serrées les unes contre les autres. Ceci est bien moins le cas pour les ébauches chez des spécimens

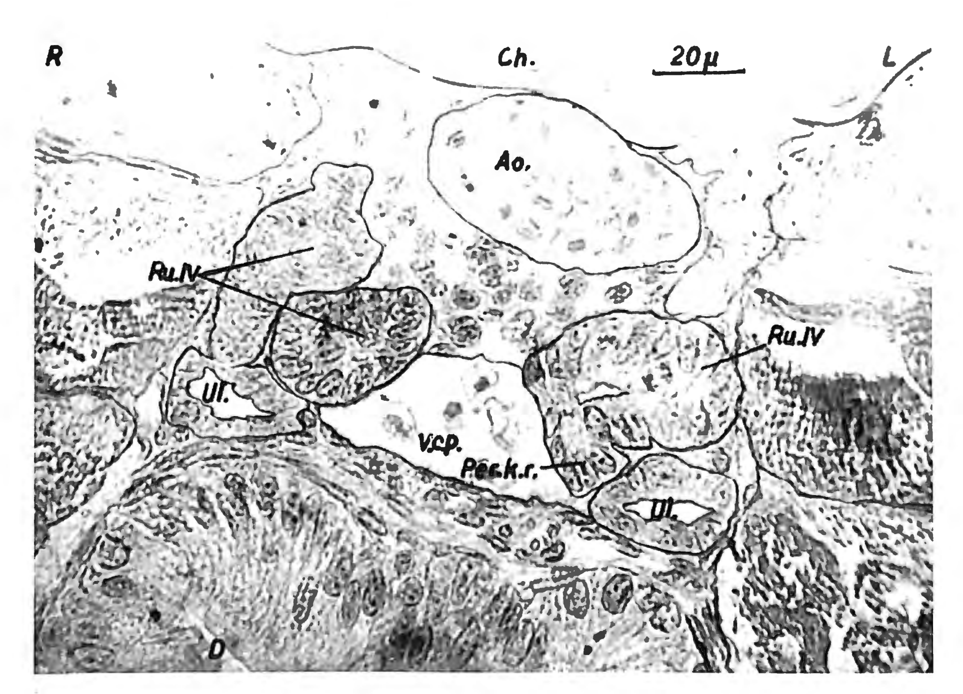


Fig. 6. — Section transversale de la même larve qu'à la figure 5 au niveau du 29e segment musculaire. Mêmes indications. — Per. k. r. : formation d'un canal péritonéal.

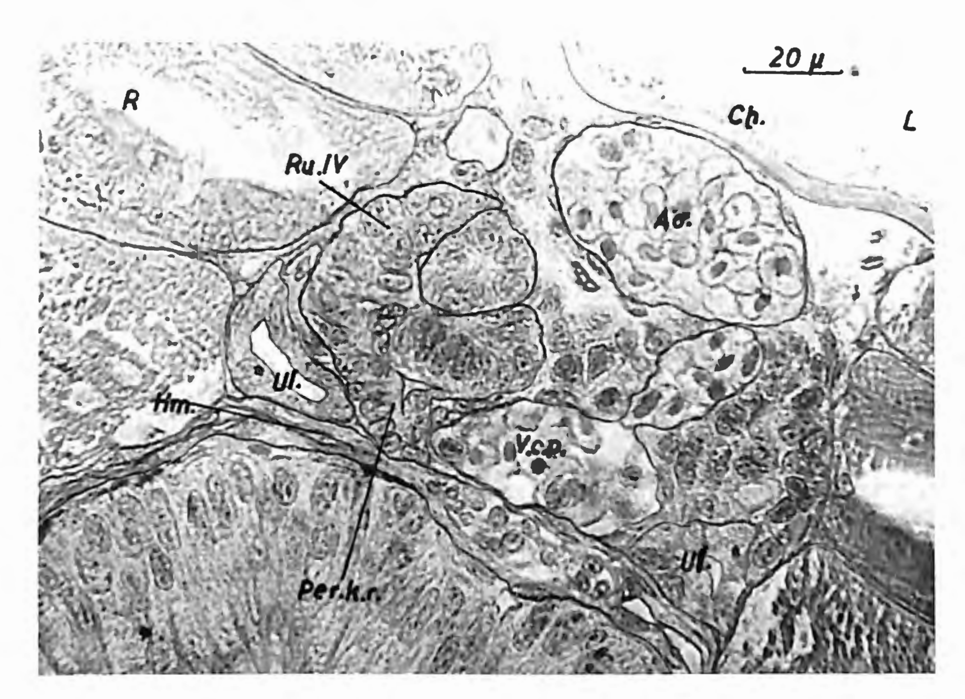


Fig. 7. — Section transversale de la même larve que dans les deux figures précédentes, au niveau du 28e segment musculaire. — Hm. : hypomère.

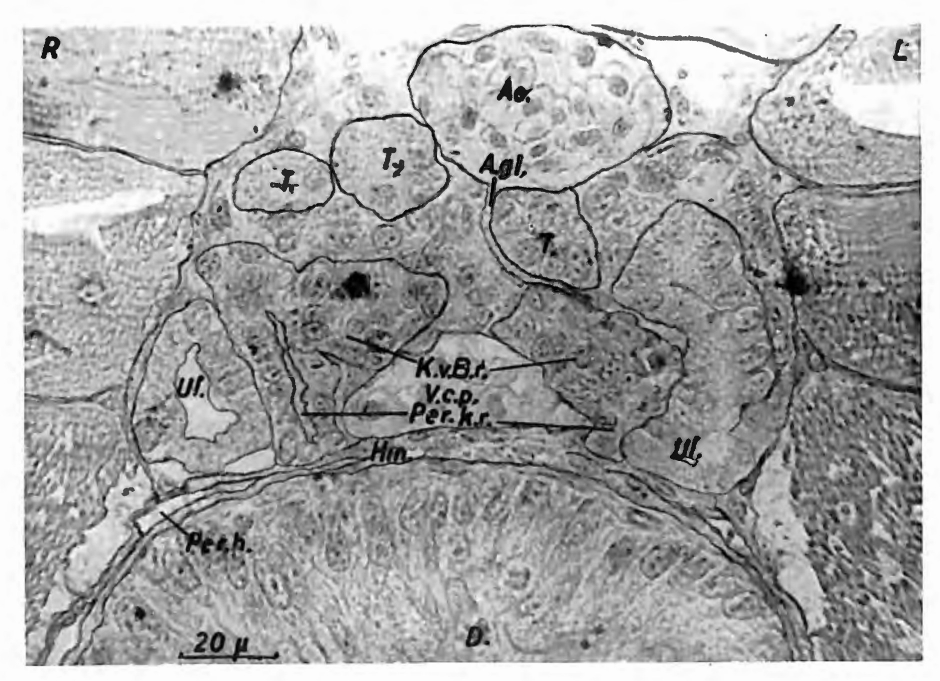


Fig. 8. — Section transversale de la même larve que dans les trois figures précédentes, au niveau du 27e segment musculaire. — A. gl. : artériole glomérulaire — K. v. B. r. : formation de la capsule de Bowman — T. : tubule.

plus âgés : elles se développent dans un tissu hématopoïétique, ce qui leur permet plus d'expansion en plusieurs directions.

Stade V : le tubule développé. — Les nombreuses divisions cellulaires provoquent un allongement continuel du tubule, ce qui va se traduire dans un nombre croissant de circonvolutions. Aucune régularité ne peut plus y être retrouvée. On peut comparer cela à un phénomène pareil qui se présente chez le conduit pronéphrétique dans la région antérieure (voir l'étude sur le pronéphros).

Le tubule ne manque pas de faire distinguer une légère différenciation de ses cellules. Mais ces différenciations cellulaires se remarquent le mieux dans les parties spécialisées : la capsule de Bowman et (le cas échéant) le canal péritonéal.

1. La capsule de Bowman, qui se présentait déjà comme une structure en forme de pyramide et à cellules aplaties, subit une invagination brusque qui cause une hernie dans sa lumière (fig. 9). Ce processus doit se passer presque explosivement, puisque bien peu d'exemples peuvent en être trouvés. Contrairement à ce qu'on pourrait attendre, ce n'est pas la paroi terminale de la capsule qui est invaginée, mais bien une autre; dans le cas des néphrons primaires, il s'agit toujours de la paroi dorsale. Ceci est de plus remarquable par le fait que dans cette paroi les cellules n'étaient pas si aplaties que dans la paroi terminale. KOZLIK a décrit la même chose chez plusieurs autres Vertébrés.

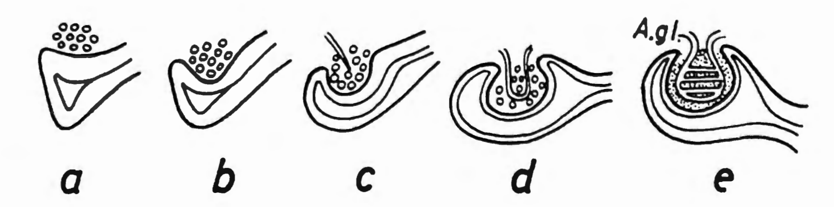


Fig. 9. — Schème de la formation du glomérule dans un corpuscule de Malpighi d'un néphron secondaire. — A. gl. : artériole glomérulaire.

Il n'est pas clair si cette invagination est provoquée par des vaisseaux sanguins ou bien par du tissu mésenchymateux, dans lequel normalement des vaisseaux sanguins sont compris. En tout cas, la structure à forme pyramidale s'est transformée en peu de temps en une cupule à épithélium très aplati, et qui englobe une masse dans laquelle des vaisseaux sanguins sont présents.

Si on examine la figure 8, on y voit le cas d'un capillaire qui sort de l'aorte et se dirige vers la capsule de Bowman d'un néphron. Tout de même cette observation est trop peu concluante pour permettre d'autres spéculations. Une observation faite chez *Amia* (DE SMET, 1963) était également peu probante.

2. Chez les néphrons à canal péritonéal (la plupart des néphrons primaires et quelques néphrons secondaires), ce canal sort bien clairement du bord ventral de la capsule de Bowman. D'abord il atteint l'épithélium qui recouvre la cavité péritonéale (le mésothélium), puis il s'enfonce entre ces cellules et ne manque pas d'atteindre la cavité. Bientôt une lumière se retrouve sur toute sa longueur, de sorte qu'un vrai canal a fait son apparition (fig. 8).

L'ouverture de ce canal dans la cavité péritonéale assume bientôt un peu l'allure d'un entonnoir. Tout de même il ne faut pas perdre de vue que cet entonnoir est tout simplement le résultat du nivellement des coins et que cette configuration n'a aucune signification spéciale, contrairement à ce qu'on a décrit chez plusieurs autres espèces. Une participation particulière du mésothélium (du feuillet somatopleural de l'hypomère) n'a point été constatée chez les Polyptères.

A ce stade-ci le néphron est donc tout à fait constitué. Il se compose d'un corpuscule de Malpighi, comprenant une capsule de Bowman qui enveloppe un glomérule, et d'un tubule à circonvolutions nombreuses et à lumière continue, qui atteint (directement ou indirectement) la lumière du conduit urinaire. Chez plusieurs néphrons il y a de plus un canal péritonéal, qui sort de la capsule de Bowman et qui atteint la cavité péritonéale. La structure complète est entassée de telle façon qu'elle forme un ensemble compact, qui se distingue relativement bien des structures environnantes. A cause de ce caractère compact de l'ensemble, le canal péritonéal et la communication avec le conduit urinaire peuvent souvent se retrouver dans le même plan de section (c'est le cas dans la fig. 7).

Stade VI : le néphron différencié. — Lorsque le néphron s'est constitué complètement, les différenciations dans les cellules épithéliales se prononcent davantage. Ainsi plusieurs segments (et même plusieurs zones dans un même segment) se dessinent. Ils se trouvent le mieux représentés chez les néphrons des spécimens adultes. D'ailleurs ils ont déjà été décrits en détail (DE SMET, 1960).

Si au début les circonvolutions étaient peu prononcées, elles deviennent tout de même plus claires et plus éloignées les unes des autres lorsque le néphron s'accroît; l'espace entre elles est occupé par du tissu hématopoïétique et des vaisseaux sanguins. Chez la plupart des néphrons on peut tout de même distinguer deux ensembles de circonvolutions, reliés l'un à l'autre par un segment grêle; ces deux ensembles répondent à ce qui étaient les deux parties de la structure en forme de coude du quatrième stade et forment un segment proximal et un segment distal.

Pendant ce développement ultérieur le corpuscule de Malpighi se déplace à cause de la traction exercée sur les vaisseaux sanguins. Son réseau de capillaires s'est bien développé et les corpuscules sanguins s'y voient bien. Son diamètre est d'abord de 50 μ, mais va s'augmenter graduellement. L'épithélium de sa capsule de Bowman est devenu exces-

sivement aplati, surtout là où il recouvre le glomérule. Une partie de cet épithélium est entraînée vers le segment proximal et devient une structure en forme d'entonnoir plus ou moins allongé, qui est le collet. Dans le cas où le néphron possède un canal péritonéal, la partie initiale de ce canal est également entraînée, de sorte que dorénavant elle est incorporée dans cette partie allongée; il s'ensuit que ce canal débranchera dorénavant du collet (fig. 4 l, 17).

Chez les Polyptères le canal péritonéal n'a qu'une existence éphémère. En effet, pendant la croissance du rein la capsule de Bowman s'éloigne de plus en plus du bord ventral et le canal s'allonge corollairement; en partant d'une longueur de 30 à 40 μ il atteint finalement bien 200 μ à 300 μ. Mais probablement le nombre des cellules du canal n'a pas augmenté après sa formation. Ces cellules deviennent donc de plus en plus aplaties au fur et à mesure qu'il s'allonge. Des phénomènes de dégénérescence ne manquent pas d'y apparaître : la mélanine se dépose dans le cytoplasme; plusieurs cellules se désintègrent. Lorsque le canal est devenu fort effilé, sa lumière se ferme. Bientôt son cours s'interrompt et il se dissocie en fragments, qui disparaissent l'un après l'autre. Des restes peuvent en subsister un peu, mais chez des spécimens de plus de 90 mm, on n'en retrouve plus rien.

Le canal péritonéal n'est donc qu'une structure temporaire, qui est propre à un nombre bien limité de néphrons. L'évolution et la disparition de ces canaux seront décrites dans le chapitre suivant. Signalons tout de même que chez les Polyptères ces canaux ne contribuent aucunement à l'édification d'autres structures.

C. Les phénomènes de l'apparition des néphrons primaires

Des néphrons primaires complets (stade VI de leur développement) se retrouvent chez la larve de 9,6 mm. Des ébauches dans le début de leur développement (stade I) s'étaient déjà montrées chez celle de 5,5 mm. Le processus de leur développement et de leurs transitions chez les larves entre 5,5 mm et 9,6 mm se voit résumé dans le tableau I.

En analysant les phénomènes, larve par larve, on peut faire les constatations suivantes :

1. La larve de 5,5 mm présente au moins 7 concentrations de cellules (les stades I de la néphrogénèse), — quoique KERR ne les ait pas reconnues. Ces ébauches-ci se trouvent près de la paroi dorsale du conduit pronéphrétique et elles sont situées entre la veine cardinale postérieure et les segments musculaires.

2. La larve de 6,75 mm en montre déjà plus. Malheureusement elle n'a pas pu être examinée complètement, puisque des sections avaient été endommagées. La description de KERR (1907, p. 250) donne des ren-

seignements utiles pour compléter l'observation. L'inspection détaillée des sections relevait de plus quelques ébauches dans leur premier stade, ce que KERR n'avait pas reconnu.

3. La larve de 8 mm possède déjà une belle série d'ébauches. Elles représentent les quatre premiers stades de développement. La disposition de ces ébauches dans le corps de l'animal a été reconstituée dans les figures 1 et 2, qui sont bien instructives. On y remarque, tout aussi bien qu'au tableau I, que des hiatus existent dans la série des ébauches et que leur degré de développement n'est pas nécessairement décroissant d'avant en arrière.

On constate d'autre part que chez cette larve les futures structures opisthonéphrétiques ont déjà pris plus de forme, par le fait que plusieurs cellules mésenchymateuses se sont transformées en hémocytoblastes et ont donné naissance à une quantité limitée de tissu hématopoiétique (voir DE SMET, 1969). Dans la région antérieure on remarque de plus un groupement de cellules interrénales (voir DE SMET, 1970a). Des gonocytes primaires sont venus se loger sous les conduits pronéphrétiques (figs. 1 et 2) (voir DE SMET, 1970b).

4. La larve de 9,3 mm montre des conditions plus avancées. Mais cette larve n'est pas fort idéale pour une étude histologique, puisque la décomposition des tissus y est assez prononcée. Malgré cela les ébauches de néphrons ont pu être comptées (ce que KERR n'avait pas fait) et leurs dispositions ont pu être établies. Malheureusement les degrés de développement de chaque canal péritonéal n'ont pu être établis. Le tissu hématopoiétique est déjà mieux représenté, de même que des groupements interrénaux.

5. La larve de 9,6 mm montre un développement plus prononcé que la précédente. Ceci se remarque bien aux faits suivants :

a) Plusieurs ébauches ont atteint le stade VI de développement et peuvent donc être considérées comme étant des vrais néphrons.
b) L'extension de la série des ébauches en sens postérieur a déjà atteint la région où se trouve le cloaque à ce stade-ci (voir DE SMET : étude sur le cloaque).
c) Des ébauches (au stade I) sont également apparues dans la région antérieure, là où auparavant il n'y en avait pas (la région avant le 10e segment musculaire).
d) Les canaux péritonéaux se reconaissent chez plusieurs des néphrons bien développés. Mais chez quelques néphrons bien développés ces canaux manquent complètement, surtout chez les néphrons antérieurs (p. ex. ceux au niveau du 14e segment musculaire; voyez tableau II); il est donc évident que chez eux le canal ne s'est pas formé.
e) Tel qu'on peut bien le voir aux figures 5 à 9, la quantité de tissu hémapoiétique s'est déjà fort accrue et elle forme une masse dans laquelle se trouvent les circonvolutions des néphrons et les veines.

TABLEAU I

Présence des ébauches de néphrons chez quelques larves

Segment musculaire	Segment opistho-néphrétique	Larve de 5,5 mm		Larve de 6,75 mm		Larve de 8 mm		Larve de 9,3 mm		Larve de 9,6 mm		Larve de 24 mm	
		D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G
1												néphrons secondaires	
2													
3													
4													
5													
6	1											0	0
7	2											0	0
8	3									I	I	+ 1	+ 1
9	4									I	I	+ 2	+ 3
10	5		I		II					I	I	+ 4	+ 2
11	6				II	III	IV		V			+ 2	+ 4
12	7	I			II	II	IV	I	I			+ 3	+ 3
13	8	I	I	II		II	IV	II	IV	VI	VI	+ 3	+ 2
14	9	I	I		II	II	III	IV	V	VI	VI	+ 2	+ 3
15	10			I	II	IV	IV	IV	IV	VI	VI	+ 4	+ 3
16	11			II	II	IV			V	VI	VI	+ 5	+ 4
17	12				II	III	III		V	VI	VI	+ 3	+ 4
18	13		I	II	II	III		V		VI	VI	+ 2	+ 2
19	14			II	II	II		V	V	VI	VI	+ 3	+ 1
20	15					II	III	V	V	VI	VI	+ 3	+ 4
21	16			II	I			I	I	VI	VI	+ 4	+ 2
22	17			II	I	II	III		V	VI	VI	+ 3	+ 2
23	18			I			II	V	I	V	V	+ 1	+ 3
24	19							II	IV	V	IV	+ 2	+ 2
25	20						I	I	I	V		+ 3	+ 2
26	21							II	III	V	V	+ 1	+ 2
27	22								II	IV	IV	+ 3	+ 3
28	23								I	IV	IV	+ 2	+ 3
29	24								II	IV	IV	+ 2	+ 2
30	25									IV	IV	+ 2	+ 1
31	26									II	III	+ 2	+ 1
32	27									III	II	+ 2	+ 1
33	28									II	II		+ 1
34	29									II	II		
35	30									II	II		+ 1
36	31									II	II	+ 1	+ 1
37	32									I	I		+ 1
38	33									I	I	+ 1	+ 2
39	34									I	I	+ 1	
40	35											+ 2	+ 1
41	36											+ 1	+ 1
42	37											+ 1	+ 1
43	38											+ 1	+ 1
44	39											+ 1	+ 1
45	40											1	3
46	41											2	2
47	42												

Position de l'anus

f) Les groupements de cellules interrénaux sont devenus plus nombreux (DE SMET, 1970a).
g) Les gonocytes primaires se trouvent placés dans du tissu qui fait hernie dans la cavité péritonéale (DE SMET, 1970b).

Ainsi s'est donc préformé l'organe qui est l'opisthonéphros des stades suivants. Il est un organe à circulation veineuse : un bon nombre de veines segmentaires s'y déversent et cherchent leur chemin à travers du tissu hématopoiétique. A section transversale le volume de cet organe est encore assez différent d'une région à l'autre. Son axe reste toujours constitué par la veine cardinale postérieure, mais du tissu hématopoiétique sépare cette veine de l'aorte. Il peut arriver que des circonvolutions de néphrons se trouvent coincées dans cette zône de séparation (région du 13e et 14e segment musculaire). Les figures 5 à 9 montrent que la distance entre veine et aorte s'accroît d'arrière en avant. Mais dans la région toute antérieure cette distance décroît de nouveau. Une veine spéciale se débranche de cette veine cardinale postérieure et passe à travers le foie pour atteindre le cœur (la structure particulière de cette veine a d'ailleurs fait l'objet d'une autre étude, DE SMET, 1969).

On peut s'imaginer comment continueront ces processus chez des larves entre 10 mm et 20 mm (dont toutefois aucun exemplaire n'était à notre disposition pour cette étude-ci) : les ébauches existantes se développent et de nouvelles ébauches primaires apparaissent derrière elles au fur et à mesure que le cloaque se déplace en arrière; le tissu hématopoiétique enveloppe davantage ces néphrons et contribue à la formation d'un organe impair, qui est en continuité antérieurement avec le pronéphros, et qui s'étend postérieurement jusqu'à la région cloacale, c'est-à-dire jusqu'au niveau du 47e ou 48e segment musculaire, ceci du moins pour le cas de *Polypterus senegalus senegalus*.

C'est d'ailleurs un tel état qui se retrouve chez les larves de plus de 24 mm, dont plusieurs spécimens étaient à notre disposition pour cette étude-ci. Mais chez ces larves-ci l'image est devenue plus compliquée par plusieurs facteurs, surtout par le fait que d'autres néphrons, représentant une génération secondaire, sont apparus à côté de ceux de la première génération. Ceci ressortira de la description des structures chez ces larves dans les chapitres suivants.

DEUXIEME CHAPITRE

L'OPISTHONEPHROS DES LARVES A PRONEPHROS DEGENERANT

Quoique des stades larvaires compris entre 9,6 mm et 24 mm ne fussent pas disponibles pour un examen, cet inconvénient n'est pas grave à cause du nombre vraiment élevé de spécimens entre 24 mm et 45 mm. De tels spécimens sont pourvus de branchies externes; il est de coutume de les appeler des « larves ».

Chez ces larves-ci le pronéphros est en dégénérescence continuelle et l'opisthonéphros est en plein développement, de sorte que la perte de fonctionnement de l'un est récompensé par l'accroissement de fonctionnement de l'autre. En effet, dans ces stades-ci l'opisthonéphros devient un organe volumineux dans lequel la série de néphrons primaires a été complété par d'autres néphrons et dans lequel le tissu hématopoiétique est devenu un élément prépondérant.

Cet opisthonéphros est donc devenu assez différent de ce qu'était son plan structural, tel qu'il se présentait chez les larves de moins de 10 mm; d'autre part cet organe reste encore assez différent de ce qu'est le rein des spécimens plus âgés. Sur ce point, la fig. 10 est instructive; on y voit l'opisthonéphros d'une larve d'une 30-aine de mm à côté de celui d'un

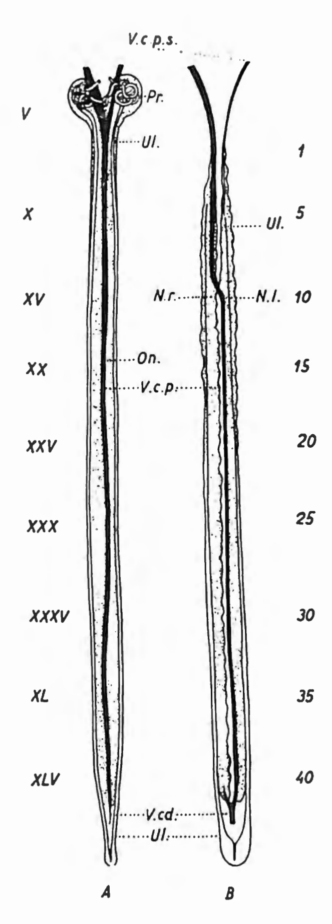


Fig. 10. — Comparaison entre les structures opisthonéphrétiques d'une larve d'environ 30 mm (A) et celles d'un spécimen adulte (B), réduites à la même échelle. Vue ventrale. Les chiffres romains indiquent les segments musculaires, les chiffres arabes les segments (métamères) rénaux. — N. li. : rein gauche — N. r. : rein droit — On. : opisthonéphros. — Pr. : pronéphros — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure — V. c. p. s. : veine cardinale postérieure gauche.

spécimen adulte. Si on y ajoute l'image de la fig. 2, qui représente l'état de développement chez une larve de 8 mm, on voit clairement comment l'opisthonéphros de ces larves de 24 mm à 45 mm représente un état intermédiaire entre celui des larves de moins de 10 mm et celui des adultes. Il se comprend donc combien importante est une description des structures chez ces larves de 24 mm à 45 mm pour pouvoir comprendre la transformation des configurations.

A. L'opisthonéphros comme organe individualisé

a) Considérations générales

Dans le chapitre précédent on a décrit comment des ébauches de néphrons faisaient leur apparition dans le peu de tissu mésenchymateux, qui accompagnait les deux conduits pronéphrétiques. Chez la larve de 8 mm on avait pu remarquer que plusieurs cellules de tissu mésenchymateux s'étaient transformées en hémocytoblastes et que de cette façon s'était constitué un tissu, qui remplissait cet espace, tout en enveloppant la veine cardinale postérieure et les ébauches des néphrons; ce processus s'était donc passé de la même façon que dans le cas du pronéphros. Chez la larve de 9,3 mm, et surtout chez celle de 9,6 mm, la quantité de ce tissu hématopoiétique s'était accrue considérablement et avait formé une bande plus ou moins continue, qu'on pouvait retrouver sur toute la longueur de l'opisthonéphros et qui était en continuité avec le pronéphros.

Ainsi, chez les larves de 24 mm l'opisthonéphros est devenu une structure, qui n'est pas seulement un organe excréteur, mais aussi un vrai organe hématopoiétique, dont l'importance est beaucoup plus grande que celle de la rate. Cet organe est impair, il s'étend depuis la région pronéphrétique jusqu'à la région anale, et se trouve dans le toit de la cavité abdominale (fig. 11). La veine cardinale postérieure en est plus ou moins l'axe médial. Une veine importante, la veine cave, s'en débranche (son origine se déplacera vers l'arrière dans les stades suivants jusqu'à atteindre la région caudale; voir DE SMET, 1969). D'autre part un bon nombre d'autres veines irrégulières se rencontrent partout dans ce tissu; leur paroi est limitée par des cellules réticulo-endothéliales.

Une partie du tissu mésenchymateux périphérique s'est transformé en une gaine très lâche, qui enveloppe l'ensemble. Ce tissu peut se transformer également en tissu adipeux. La partie ventrale de cette gaine est bien plus fibreuse que le reste et elle représente un bon isolement du tissu opisthonéphrétique par rapport à la cavité péritonéale. Le mésentère et les gonades sont suspendus à cette paroi fibreuse.

La constitution de l'organe se voit le mieux à section transversale. Elle y présente la forme d'un trapèze. La figure 12 en donne une assez bonne idée dans le cas d'une larve de 24 mm.

Les flancs de ce trapèze touchent aux segments musculaires.

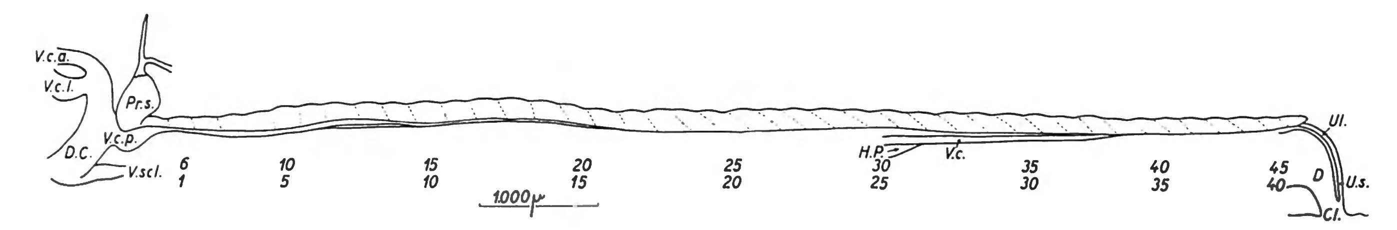


Fig. 11. — Reconstruction graphique du système excréteur d'une larve de 24 mm. Vue du côté droit. La rangée supérieure des chiffres indique les segments musculaires, la rangée inférieure les segments opisthonéphrétiques. — Cl. : cloaque. — D. : intestin. — D. C. : conduit de Cuvier. — H. P. : hépatopancréas. — Pr. s. : sinus pronéphrétique. — Ul. : conduit urinaire. — U. s. : sinus urinaire. — V. c. : veine cave. — V. c. a. : veine cardinale antérieure. — V. c. l. : veine latérale céphalique. — V. c. p. : veine cardinale postérieure. — V. scl. : veine sous-clavière.

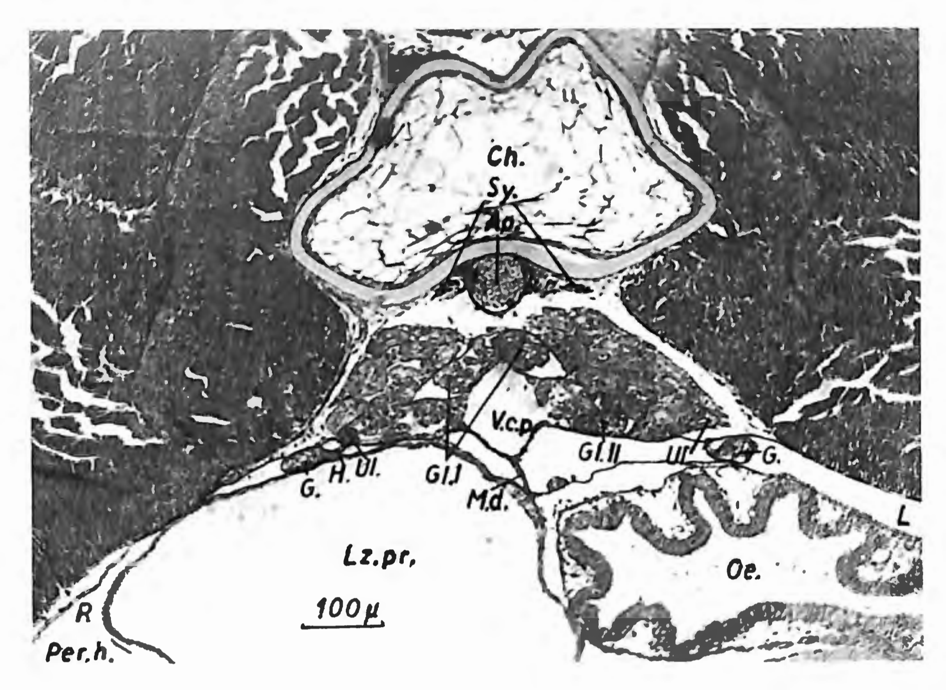


Fig. 12. — Section transversale de l'opisthonéphros d'une larve de 24 mm au niveau du 8e segment opisthonéphrétique (et du 13e segment musculaire). Epaisseur de la section : 7µ. — L : côté gauche — R : côté droit — Ao. aorte — Ch. chorde dorsale — G. : gonade — Gl. I : glomérule d'un néphron primaire — Gl. II : glomérule d'un néphron secondaire — H. : hilus de la gonade — Lz. pr. : sac aérien principal — M. d. : mésentère dorsal — Oe. : oesophage — Sy. : chaîne sympathique — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

La petite base du trapèze est surmontée de la chorde dorsale; l'aorte se trouve donc prise entre la chorde et le tissu opisthonéphrétique et elle est flanquée par la chaîne nerveuse sympathique et par un vaisseau lymphatique. Chez les larves de 24 mm à 29 mm ces deux structures se reconnaissent assez bien dans la partie antérieure du tronc, mais mal dans la partie postérieure; elles s'y remarquent mieux chez les larves plus âgées. Des ganglions nerveux se rencontrent sur la chaîne sympathique sans qu'une vraie régularité segmentaire y soit apparente.

La grande base du trapèze surplombe la cavité péritonéale; elle en est séparée par la couche fibreuse de tissu conjonctif, qui est recouverte par le mésothélium de cette cavité. Près de la ligne médiane le mésentère dorsal s'attache à ce bord ventral. Chez les larves de 37 mm et 45 mm ce mésentère est devenu une structure fibreuse sur toute sa longueur; mais chez les larves plus jeunes, il n'est fibreux que dans sa partie antérieure et il est plutôt large et mésenchymateux dans sa partie postérieure, ce qui a été décrit dans les études sur le développement des sacs aériens (DE SMET, 1965) et du système veineux (DE SMET, 1969).

Dans les deux coins inférieurs de ce trapèze on rencontre un conduit urinaire, qui, à ce stade-ci, peut encore être appelé un conduit pronéphrétique. Une gaine propre se dessine légèrement autour de lui dans la région postérieure. A ce stade-ci son volume n'est pas grand; son diamètre va de 25 μ à 50 μ et sa lumière est de 10 μ à 25 μ.

Un peu médialement par rapport à l'emplacement de ce conduit, une gonade est attachée à la paroi ventrale de l'organe. Sur une grande portion de la longueur de l'opisthonéphros ces deux gonades ne sont représentées que par des crêtes génitales (plus d'informations sur ces gonades sont données dans une autre étude).

A maint endroit des veines débouchent dans un coin de ce trapèze. Celles qui entrent dans le coin supérieur passent à côté de la chorde dorsale. Celles qui entrent dans le coin inférieur proviennent surtout de la paroi de la cavité péritonéale (fig. 12). Corollairement des artères partent de l'aorte dorsale et passent au-dessus du bord supérieur ou sur le flanc du trapèze.

Tel est donc en grandes lignes la configuration de l'opisthonéphros chez des larves de *Polypterus senegalus senegalus* de 24 mm à 45 mm. En somme toutes les larves de cet ordre de grandeur répondent plus ou moins à cette description, quoique la forme trapézoïde, qui se présente à section transversale, puisse se modifier sérieusement d'une région à l'autre.

b) La limite antérieure de l'organe

Puisque chez la larve de 8 mm des hémocytoblastes étaient apparues aussi bien dans la région pronéphrétique que dans la région opisthonéphrétique, des foyers hématopoiétiques s'étaient ainsi installés sur la longueur entière de la veine cardinale postérieure et de ses branches antérieures. Chez les larves de 9,3 mm et de 9,6 mm ces foyers s'étaient étendus de telle façon qu'ils étaient entrés en contact réciproque; il s'en suivait que dès lors du tissu hématopoiétique s'étendait sur la longueur totale du système excréteur.

Un tel état peut se retrouver chez les larves de 24 mm et chez bon nombre de larves plus grandes : le tissu du pronéphros y est en continuité avec celui de l'opisthonéphros (fig. 11).

La limite entre pronéphros et opisthonéphros est donc plus ou moins arbitraire à ces stades-ci. Il devrait se situer là où apparaissent des structures qui sont propres à l'opisthonéphros (et qu'on ne trouve donc pas dans le pronéphros), par exemple des néphrons, des groupements cellulaires interrénaux (voyez DE SMET, 1970a) et la présence de la crête génitale ou de la gonade. Or, de telles structures (excepté les néphrons) se reconnaissent dès la région du 6e segment musculaire. On pourrait donc qualifier la limite entre le 5e et le 6e segment musculaire comme la limite entre pronéphros et opisthonéphros. Cette limite coïncide parfaitement avec ce qu'on avait constaté dans les stades embryonnaires : le pronéphros

s'y limitait généralement aux six premiers métamères; vu la dégénérescence de l'épimère du métamère I, le 5e segment musculaire (provenant du métamère VI) est donc devenu le dernier qui soit encore au niveau du pronéphros.

D'autre part il y a une structure morphologique qui peut bien servir comme point de référence à ces stades-ci puisqu'elle coïncide plus ou moins avec cette limite : l'artère sous-clavière. Celle-ci existe en effet des deux côtés de l'aorte au niveau du 5e ou 6e segment musculaire. De plus, cette artère cause souvent une séparation entre les tissus hémato-poiétiques du pronéphros et de l'opisthonéphros, surtout au fur et à mesure que son volume augmente. Déjà chez les larves de 24 mm son volume est assez étendu, ce qui a pour conséquence que cela provoque une insinuation dans le tissu hématopoiétique à cet endroit-là. Lorsque ces insinuations des deux côtés deviennent plus profondes, elles peuvent même couper le tissu, de sorte que les zones pronéphrétiques peuvent devenir isolées des zones opisthonéphrétiques. Mais ce processus est assez différent selon les spécimens et il présente même des différences d'un côté par rapport à l'autre. De façon générale, cette coupure avance tout de même avec l'âge du spécimen.

Chez les larves de 24 mm à 45 mm l'isolation est devenue complète :

— des deux côtés : chez la larve de 27 mm et chez une larve de 45 mm de *P. bichir bichir*;
— du côté droit : chez une des larves de 29 mm et chez celles de 37 mm et de 45 mm;
— du côté gauche : chez une des larves de 24 mm et chez une de 29 mm (fig. 13).

Elle est restée incomplète des deux côtés chez une larve de 24 mm et chez celles de 32 mm et de 36 mm; même chez des spécimens plus âgés (de plus de 45 mm) le processus n'est pas toujours arrivé à une isolation complète.

De ce fait, une limite antérieure, qui coïncidait assez bien avec la limite véritable, apparaît donc pendant la vie larvaire.

Tout de même, il faut tenir compte du fait que d'autres interruptions de tissu opisthonéphrétique peuvent se rencontrer aussi. La figure 13 en donne un bon exemple. Le côté droit de ce spécimen de 29 mm présente une interruption incomplète (due à l'artère sous-clavière) au niveau de la limite, plus une toute complète à un niveau légèrement postérieur. Il faut donc remarquer que la partie comprise entre l'artère sous-clavière et l'interruption complète appartient bien à l'opisthonéphros; en effet, on y rencontre des structures caractéristiques, telles que des groupements interrénaux (ceux-ci sont d'ailleurs représentés à la fig. 2 de l'étude sur les cellules interrénales : DE SMET, 1970a).

Tout ce qui vient d'être dit plus haut ne veut pas dire que des néphrons se rencontrent déjà dès la région de la limite antérieure. Il y a d'habitude

une zone de deux segments où les néphrons font défaut (une soi-disant « zone dianéphrétique »). Elle se trouve au niveau des 6[e] et 7[e] segments musculaires (donc, au niveau des segments qui proviennent des métamères VII et VIII). Si ce n'était que d'autres structures caractéristiques de l'opisthonéphros, telles que les groupements interrénaux et les crêtes génitales, y soient présentes, on serait en doute de considérer cette région comme une partie de l'opisthonéphros. C'est d'ailleurs l'erreur que GUITEL a fait quand il considérait cette région comme un reste pronéphrétique.

Les premiers néphrons se situent donc généralement au niveau du 8[e] segment musculaire, ce qui était d'ailleurs aussi le cas chez la larve de 9,6 mm (voir tableau I). Cette règle n'est tout de même pas générale : parfois le premier néphron se situe au niveau du 9[e] segment musculaire (provenant du métamère X), tel que c'est le cas pour le côté droit d'une larve de 29 mm (fig. 13) et pour les deux côtés de celle de 37 mm. Mais le contraire peut se présenter aussi : une des larves de 24 mm

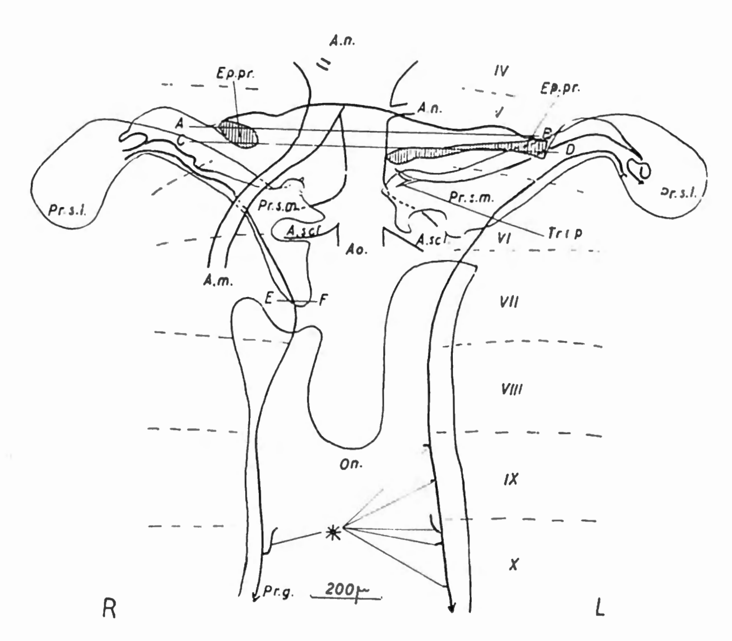


Fig. 13 : Reconstruction graphique de la région antérieure du système excréteur d'une larve de 29 mm. Vue ventrale. Les chiffres romains indiquent les métamères originales (le chiffre dépasse d'une unité celui des segments musculaires). Les lignes A-B et C-D se rapportent à des figures qui se retrouvent dans l'étude sur le pronéphros, la ligne E-F indique la situation de la fig. 2 de l'étude sur les groupements interrénaux (DE SMET, 1970a) — L : côté gauche — R : côté droit — A. m. : artère mésentérique — A. n. : artère segmentaire — A. scl. : artère sousclavière — Ep. pr. : épithélium de l'entonnoir antérieure du pronéphros — On. : opisthonéphros — Pr. g. : conduit pronéphrétique — Pr. s. l. : partie latérale du sinus pronéphrétique — Pr. s. m. : partie médiane du sinus pronéphrétique — Tr. t. p. : entonnoir postérieur du pronéphros — + : embouchure d'un néphron de l'opisthonéphros.

possède déjà un néphron au niveau du 7e segment du côté droit (notons que ce néphron ne donne pas l'impression d'être un néphron de la première génération).

Dans cette zone dianéphrétique le conduit urinaire ne reste pas logé dans le coin inférieur latéral, mais il occupe une position plus centrale. Tout de même dans les derniers de ces stades ce conduit est déjà partiellement déchiqueté, comme c'est le cas chez le spécimen de 37 mm et chez celui de 45 mm de *P. bichir bichir.*

c) La limite postérieure

Les structures opisthonéphrétiques, telles que le tissu hématopoiétique, les néphrons, les groupements interrénaux et les crêtes génitales, se rencontrent jusqu'au bord postérieur de la cavité péritonéale, c'est-à-dire jusqu'au point où les conduits urinaires s'infléchissent en sens ventral. La limite postérieure de l'opisthonéphros coïncide donc plus ou moins avec le niveau de l'anus.

Or, il est important de rappeler ici ce qui a été décrit à d'autres occasions : que l'allongement de l'intestin s'était mis en marche chez la larve de 6,75 mm et avait conduit le cloaque jusqu'au niveau du 46e ou 47e segment musculaire (ceci du moins pour l'espèce *P. senegalus senegalus*), et que ce processus avait été accompagné d'un autre phénomène pendant lequel l'anus s'était isolé davantage du sinus urinaire. Or, chez tous les spécimens de plus de 24 mm des structures opisthonéphrétiques peuvent être rencontrées jusqu'au niveau de ce 46e ou 47e segment musculaire. Tout ceci veut donc dire que les structures de l'opisthonéphros s'étendent depuis le niveau du 6e segment musculaire jusqu'à celui du 46e ou 47e, c'est-à-dire qu'elles couvrent une étendue de 41 ou 42 segments musculaires.

A titre de documentation on peut signaler que le nombre de 41 segments est reconnu chez les 2 larves de 24 mm, chez les 3 de 29 mm et chez celle de 45 mm; on peut accepter qu'un tel nombre est également le cas chez la larve de 30 mm que BUDGETT a décrite. Une étendue sur 42 segments se rencontre chez les larves de 27 mm et de 37 mm et chez celle décrite par GUITEL.

La région postérieure de l'opisthonéphros présente quelques particularités intéressantes. Il y a un nombre élevé de groupements interrénaux, même plus que n'importe où. La crête génitale s'y remarque, mais elle est aplatie. Chez les spécimens plus grands de sexe féminin on rencontre l'oviducte. Un phénomène bien remarquable est le fait que plusieurs néphrons secondaires y sont pourvus d'un canal péritonéal. Cette partie postérieure de l'opisthonéphros est donc en quelque sorte différente des autres, sans toutefois s'en distinguer de façon prononcée. Elle ne mérite cependant pas le nom spécial de «métanephros» (tout comme le reste ne mérite pas le nom de « mésonéphros »).

d) La segmentation

Une segmentation de l'organe opisthonéphrétique se remarque passablement bien à ces stades-ci (fig. 11). Elle n'est point due aux dispositions des néphrons, mais à des facteurs externes, qui modèlent la surface dorsale du tissu. En premier lieu les côtes en sont responsables (dans ce cas-ci il s'agit de côtes ventrales, car les Polyptères ont la particularité d'avoir des côtes dorsales et ventrales).

Ces côtes (ventrales) sont apparues sous forme de barres cartilagineuses dans les myoseptes, près de la cavité péritonéale. Elles se présentaient d'abord sous forme de noyaux cartilagineux à côté de la chorde dorsale. Dans les stades suivants chaque noyau s'est allongé et est devenu une barre.

Ce processus se développe dès la région antérieure du tronc jusque dans la région caudale. Chez la larve de 24 mm les côtes se distinguent déjà bien dans la région antérieure du tronc (où elles peuvent déjà avoir une longueur de 300 μ et une largeur de 50 μ), mais elles sont à peine développées dans la région postérieure (dès le niveau du 30e segment musculaire).

La même chose peut se dire de la segmentation de l'opisthonéphros. Chez cette larve elle se prononce bien en avant, mais peu en arrière (fig. 11). Chez les larves de 29 mm elle se reconnaît déjà mieux, mais elle n'est vraiment claire sur toute la longueur de l'opisthonéphros que chez les larves plus grandes.

Il est donc permis de parler dorénavant de segments opisthonéphrétiques. Le premier de ces segments est celui qui se trouve au niveau du 6e segment musculaire (celui-ci à son tour est dérivé du métamère VII). Le dernier répond au 46e ou 47e segment musculaire et est le 41e ou le 42e selon les cas. Il se montre donc que la segmentation de l'opistonéphros des larves diffère de cinq unités par rapport à celle de la musculature du tronc (3) et que 41 ou 42 segments peuvent être reconnus (du moins chez l'espèce *P. senegalus senegalus*).

e) La scission de l'opisthonéphros

La scission de l'opisthonéphos en une partie gauche et une partie droite est un processus qui se met en marche pendant ces stades-ci, mais qui est surtout caractéristique pour les spécimens de plus de 50 mm. Ce processus a été décrit dans l'étude sur le système veineux (DE SMET, 1969), où on peut en trouver les détails. Toutefois il semble nécessaire d'en reprendre ici quelques notions.

(3) Dans l'étude de BUDGETT sur une larve de 30 mm la numérotation des segments n'est pas tout à fait correcte et comprend une unité de moins par rapport à la numérotation vraie.

Il convient de savoir que cette scission dépend en grande mesure des pressions qui s'exercent sur le tissu opisthonéphrétique. D'une part il y a la pression qui vient d'en bas et qui est due au sac aérien droit, dont la moitié postérieure se trouve près de la ligne médiane (DE SMET, 1965) et dont le volume croissant coince le tissu opisthonéphrétique dans le toit de la cavité abdominale. D'autre part il y a la pression d'en haut, exercée par l'aorte et par les structures vertébrales qui accompagnent l'aorte; sur la ligne médiane l'aorte et les vertèbres s'enfoncent de plus en plus dans le tissu opisthonéphrétique. Dans les stades suivants cette pression d'en haut augmente.

Dans la partie postérieure du tronc la veine cardinale postérieure est déplacée vers le côté gauche à cause de cette pression du sac aérien. Corollairement à ce déplacement le bord dorsal de l'opisthonéphros s'approche du bord ventral. Lorsque ces bords viennent en contact, le tissu y est scindé en partie gauche et partie droite (fig. 7 de l'étude sur le système veineux).

Un phénomène analogue s'établit dans la région antérieure, mais y est dû au déplacement des sinus pronéphrétiques vers le côté latéral et à la prépondérance du flux veineux vers le sinus droit: la veine cardinale postérieure s'y déplace vers la droite et les bords dorsal et ventral de l'opisthonéphros s'y approchent de telle façon que le tissu opisthonéphrétique y est scindé en deux.

Il est important de noter que cette division semble différente d'une espèce à l'autre, ceci en corrélation avec la forme générale du corps. Les larves de 45 mm de *P. senegalus senegalus* et de *P. bichir bichir* montrent des différences assez sensibles, puisque chez la première la forme générale du tronc est plus ronde que chez l'autre; la scission y est moins avancée.

Dans les stades des larves de 27 mm à 45 mm on voit la scission se manifester surtout dans la partie antérieure de l'opisthonéphros. Elle atteint le niveau du 2e segment opisthonéphrétique chez les exemplaires de 24 mm, celle du 3e chez ceux de 27 mm, 29 mm, 32 mm, 36 mm et 37 mm et celle du 4e chez celle de 45 mm. Dans la partie postérieure elle est moins frappante mais elle se dessine déjà. Dès que les vertèbres s'établissent (chez les spécimens de plus de 45 mm), le phénomène de la scission deviendra plus apparent et conduira à l'existence d'un rein gauche et d'un rein droit.

B. Les néphrons à ces stades-ci

Chez les larves de plus de 24 mm le nombre de néphrons s'est considérablement accrû par rapport à ce qui se présentait chez la larve de 9,6 mm. Si on prend comme exemple un des plus jeunes spécimens de cette série, notamment une des larves de 24 mm, on voit qu'il y a chez elle déjà 152 néphrons (ébauches comprises), divisés en nombre égal pour les deux côtés du rein (76-76).

Le tableau I montre le nombre de néphrons secondaires qui est venu s'ajouter à la série primaire. En examinant le tableau on voit qu'on rencontre des néphrons dès le 3e segment opisthonéphrétique (qui correspond au 8e segment musculaire) jusqu'au dernier segment opisthonéphrétique (dans ce cas-ci le 41e, ce qui correspond au 46e segment musculaire). Dans plusieurs segments on trouve jusqu'à six néphrons pour un seul côté du rein (tel est le cas pour le 11e segment du côté droit), mais il y a d'autres segments où il n'y en a qu'un seul par côté (tel est le 29e pour les deux côtés). Le nombre de quatre néphrons par segment se montre être le plus général pour les autres parties du rein.

Les néphrons en forme d'ébauche se rencontrent surtout dans la région du 10e au 15e segment opisthonéphrétique. On pourrait les qualifier comme appartenant à une troisième génération. C'est d'ailleurs dans cette région-là que la première génération était apparue en premier lieu.

Le nombre de néphrons s'accroît pendant la croissance du spécimen. La figure 14 montre comment il y a une néoformation continuelle chez la larve de 32 mm. Une estimation du nombre par segment et par côté a été faite chez plusieurs spécimens et a donné le résultat suivant :

— chez la larve de 9,6 mm : 1;
— chez la larve de 24 mm : 4;
— chez la larve de 37 mm : 8;
— chez la larve de 45 mm : 10.

A titre comparatif, des constatations chez des spécimens plus âgés sont ajoutés ici :

— chez un spécimen de 62 mm : 15;
— chez un spécimen de 80 mm : 18;
— chez un spécimen de 205 mm : 40 (autre espèce : *P. retropinnis*).

Signalons que le nombre de 300 néphrons fonctionnels à glomérule bien visible, que GUITEL avait cru observer dans une larve de 59 mm, s'accorde donc bien avec les considérations signalées ici.

En comparant les néphrons d'un même segment entre eux, on reconnaît des différences, qui se rapportent à l'« âge » des néphrons. Surtout chez les larves de 24 mm à 32 mm, il n'est point difficile de reconnaître les néphrons primaires parmi eux. On les distingue par les caractères suivants :

a) le diamètre de leur tubule est plus grand que chez les autres;
b) le tubule est plus circonvolué;
c) son épithélium montre plus de différenciations;
d) le tubule débouche dans le côté supérieur du conduit urinaire;
e) le corpuscule de Malpighi est plus grand;
f) dans le cas optimal on peut remarquer que ce glomérule reçoit son apport sanguin par une artère qui se débranche de l'aorte;

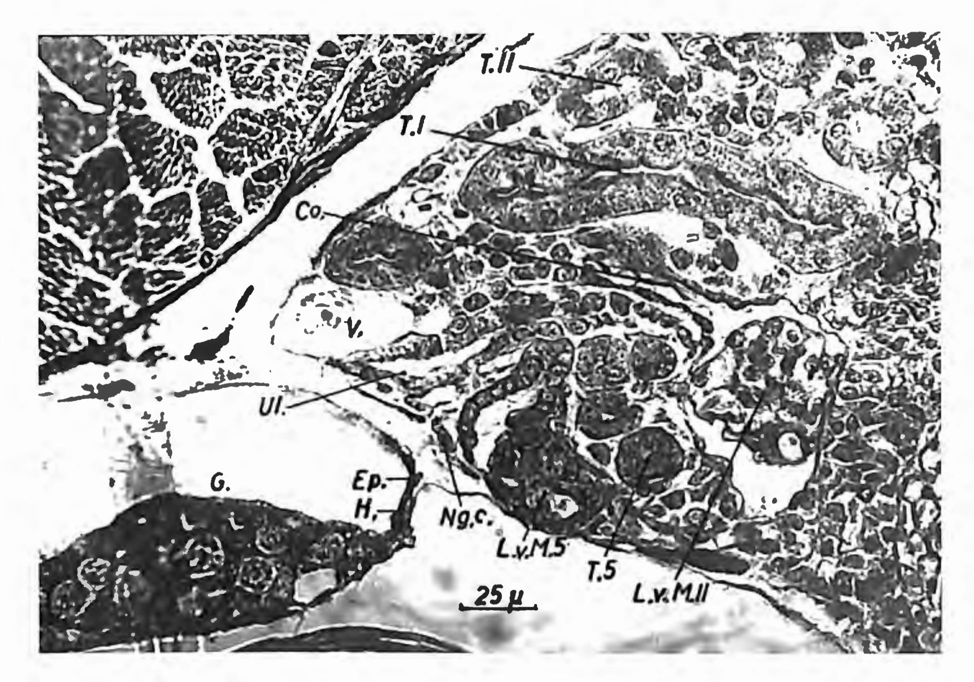


Fig. 14. — Exemple de la succession de générations de néphrons; 11e segment opisthonéphrétique du côté droit d'une larve de 32 mm — Co : collet d'un néphron — Ep. : épithélium particulier de la région gonadique — G. : gonade — H. : hilus de la gonade — L. v. M. II : corpuscule de Malpighi d'un néphron secondaire — L. v. M. 5 : corpuscule de Malpighi dans son 5e stade de développement. — T. I : tubule d'un néphron primaire — T. II : tubule d'un néphron secondaire — T. 5 : tubule dans son 5e stade de développement. — Ul. : conduit urinaire — V. : veine.

g) le glomérule se situe dans la partie dorsale du tissu opisthonéphrétique (la raison de cette situation peut s'expliquer par le manque de croissance de l'artère);
h) un canal péritonéal (ou son vestige) peut être présent.

Plusieurs de ces caractères peuvent se maintenir longtemps, même jusque chez des spécimens adultes. Mais les différences s'effacent doucement et il n'en reste qu'une seule : le débouchement du tubule dans le bord dorsal du conduit urinaire. Il vaut la peine de signaler ici que la même situation du débouchement avait déjà été reconnue chez *Amia* (DE SMET, 1963), chez *Lepisosteus* et chez *Esox*, et que KINDAHL (1938) la cite également. Il est donc étonnant de constater que MASCHKOWZEFF décrit tout juste le contraire chez *Acipenser*.

La position des néphrons respectifs se voit le mieux dans des coupes transversales. Les larves de 24 mm sont naturellement les plus intéressantes, puisqu'elles servent de repérage pour comparer les structures à celles des larves de 9,3 mm et 9,6 mm. Une coupe transversale au niveau du 8e segment opisthonéphrétique d'une de ces larves est représentée à la

figure 12. On y voit comment dans ce cas-ci on distingue facilement un côté droit et un côté gauche, grâce à la situation médiane de la veine cardinale postérieure. Deux corpuscules de Malpighi, qui sont quasi jumelés, se trouvent tout près du plan médian dans la partie dorsale du tissu. On peut conclure de leur situation qu'ils appartiennent à des néphrons primaires. Notons ici que des cas de corpuscules jumelés sont assez rares et sont limités chez cette larve-ci aux 8e, 10e, 11e, 12e et 20e segments; chez des autres larves on en trouve aussi. La section laisse voir aussi un corpuscule de Malpighi qui appartient à un néphron secondaire; il se situe tout près du bord ventral. De nombreuses coupes à travers des tubules se reconnaissent dans le tissu hématopoiétique; on y distingue des différences qui sont dues au degré de différenciation.

Les autres larves présentent des images pareilles, mais le nombre de néphrons et de circonvolutions est plus grand lorsque la larve est plus grande. Les dispositions de néphrons par segment ne s'y retrouvent plus si bien.

Des cas de dégénérescence de néphrons se remarquent parfois, par exemple chez une larve de 24 mm dans le 31e segment du côté gauche et chez une larve de 29 mm dans le 31e segment du côté gauche (fig. 20) et dans le 8e segment des deux côtés. Ces dégénérescences se caractérisent par le fait que la membrane basale de la capsule de Bowman est épaisse, que le glomérule montre des vaisseaux sanguins fort dilatés et que la lumière du tubule est fermée. Il s'agit chaque fois de corpuscules qui sont pressés contre le tissu interrénal. Signalons que des cas pareils de dégénérescence de néphrons dans la région antérieure du rein ont été signalé aussi chez une larve d'*Amia* de 20 mm (DE SMET, 1963).

Des infections par des parasites protozoaires se présentent chez une larve de *P. bichir bichir* de 45 mm (fig. 15). Localement la moitié des glomérules en est affectée. La figure 15 en laisse voir de beaux exemples. LEBEDINSKY décrit des autres cas d'infection chez un spécimen de *Calamoichthys calabaricus* J. A. SMITH.

C. Les canaux péritonéaux

Une des caractéristiques les plus remarquables des néphrons primaires et de quelques néphrons secondaires des Polyptères est sans doute l'existence de canaux péritonéaux. Tel qu'il a été dit plus haut ces canaux existent pendant la vie larvaire, mais s'atrophient après : cette atrophie s'opère d'avant en arrière dans la série des néphrons.

Chez les Polyptères ces canaux ne contribuent probablement pas à l'édification d'autres structures. S'ils ont une signification, celle-ci doit être cherchée dans une tout autre direction, telle que celle de l'évacuation de liquides de la cavité péritonéale. En effet une telle évacuation peut se faire de plusieurs façons pendant la vie de l'animal : par des tubes antérieurs pronéphrétiques (pendant la vie embryonnaire et pendant le début de la

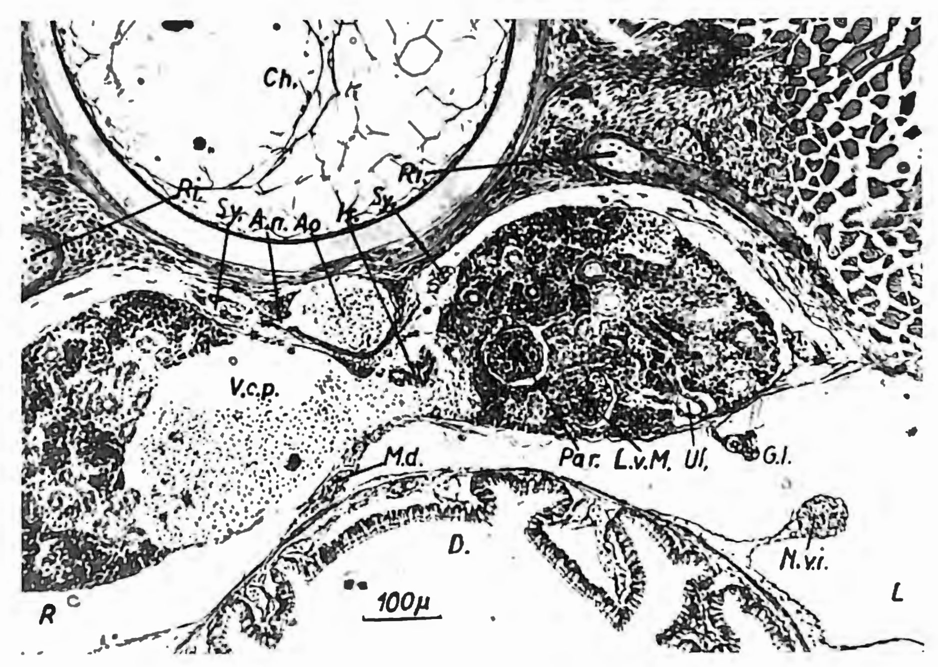


Fig. 15 : Coupe transversale de la partie antérieure (5e segment opisthonéphrétique) d'une larve de 45 mm de *Polypterus bichir bichir*. — L : côté gauche — R : côté droit — A. n. : artère segmentaire — Ao. : aorte — Ch. : chorde dorsale — D. : intestin — G. l. : crête génitale — Ir. : groupement de cellules interrénales — L. v. M. : corpuscule de Malpighi — M. d. mésentère dorsal — N. v. i. : branche intestinale du nerf vague. — Par. : parasite dans un corpuscule Malpighi — Ri. : côte — Sy. : chaîne sympathique — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

vie larvaire), puis par des canaux péritonéaux (lorsque le pronéphros s'est atrophié), puis par des pores abdominaux (chez les spécimens plus âgés) ou bien par l'oviducte (chez la femelle adulte). Cette thèse de rôle d'évacuation est d'ailleurs appuyé par la présence de longs cils dans la lumière du canal (fig. 17).

La littérature zoologique nous renseigne peu sur le processus d'atrophie des canaux péritonéaux des Polyptères. BUDGETT est le seul à décrire leur présence chez une larve de 30 mm et à signaler leur absence chez des spécimens de 90 mm. GUITEL ne cite pas leur présence chez un spécimen de 59 mm, ce qui nous semble bien acceptable. Mais ABDEL-AZIZ ne les signale pas non plus chez un spécimen de 39 mm, ce qui est étonnant. LEBEDINSKY les a décrits chez un spécimen de *Calamoichthys calabaricus* de 120 mm et chez un autre de 150 mm et il en a donné une description plutôt confuse, qui mérite toute réserve. Il est bien possible que chez cette espèce les canaux péritonéaux persistent plus longtemps que chez celles du genre *Polypterus,* mais JESPERSEN ne les a pas retrouvés chez des spécimens longs de 290 mm à 320 mm.

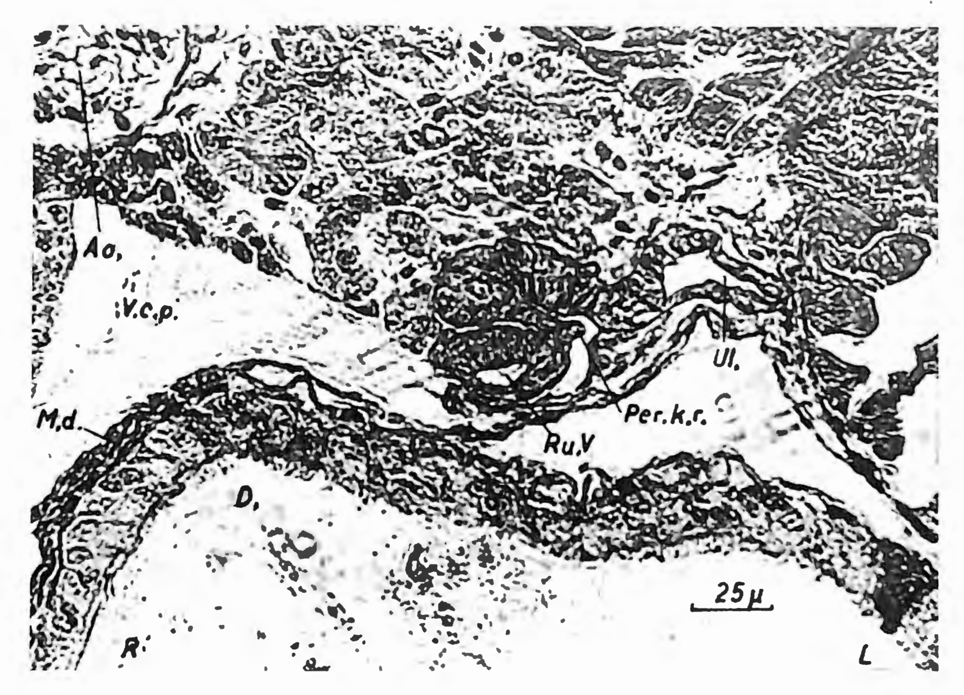


Fig. 16. — Image de la partie postérieure de l'opisthonéphros d'une larve de 24 mm dans le territoire de transition entre le 38e et le 39e segment opisthonéphrétique. — L : côté gauche — R : côté droit — Ao. : aorte — D : intestin — M. d. : mésentère dorsal — Per. k. r. : formation rudimentaire d'un canal péritonéal — Ru. V. : ébauche de néphron dans son 5e stade de développement. — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

La capacité de développer un canal péritonéal ne semble exister que chez un nombre limité de néphrons. Probablement cette capacité est due à et soutenue par un facteur dont l'effet se fait sentir relativement peu dans la région antérieure de l'opisthonéphros mais mieux dans la région postérieure, et qui disparaît après. Ceci se remarquait d'ailleurs chez la larve de 9,6 mm : la première génération de néphrons y possédait ce canal, mais son développement était déjà arrêté chez les néphrons antérieurs et il était même nul chez ceux des 8e et 9e segments opisthonéphrétiques (plus antérieurement il n'y avait que des ébauches de néphrons au premier stade de développement).

Chez les larves de 24 mm à 29 mm la région postérieure de l'opisthonéphros montre encore des canaux peu développés, dont la longueur est de 40 μ et qui sont revêtus de cellules cubiques (fig. 18). Mais la plupart de leurs canaux sont élongés. Chez les larves plus grandes ils atteignent jusque 200 μ (fig. 17). Il est rare de voir toute la longueur d'un canal dans une seule coupe, par le fait que ces canaux ne sont que rarement tout droits; la figure 17 montre en effet un des rares exemples. Les canaux sont souvent dirigés un peu vers l'avant chez les larves de moins de 30 mm,



Fig. 17. — Image d'un canal péritonéal droit dans le 30e segment opisthonéphrétique du côté gauche d'une larve de 37 mm. — Co. : collet — G. l. : crête génitale — Gl. : glomérule — K. v. B. : capsule de Bowman — L. z. p. : sac aérien principal — Per. k. : canal péritonéal — T. : tubule — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

et plutôt vers l'arrière chez les plus grandes; ceci est probablement dû au déplacement que le corpuscule de Malpighi a subi pendant le modèlement du tissu opisthonéphrétique.

Là où l'atrophie du canal s'est déjà manifestée, on peut retrouver son reste sous des formes fort différentes : un canal fermé ou des petits cystes remplis d'un colloïde ou un reste d'un entonnoir péritonéal ou un cul-de-sac du collet ou de la capsule de Bowman, etc. Le processus est donc différent de celui qui a été décrit chez *Amia* (voir DE SMET, 1963).

Chez la larve de 24 mm ce processus d'atrophie s'est déjà bien mis en marche et il a déjà intéressé la région antérieure du rein. Le tableau II fait voir :

a) que toute la région en avant du 12e segment est complètement dépourvue de traces de ces canaux;
b) que le canal péritonéal complet le plus antérieur se trouve dans le 15e segment;
c) que l'absence de canaux peut se manifester jusqu'au 20e segment;
d) que des canaux incomplets se rencontrent jusqu'au 26e segment.

Depuis le 27e segment de cette larve les canaux persistent sous forme de tubes allongés à épithélium fort aplati. Toutefois dans les derniers segments ils sont assez courts, puique l'opisthonéphros n'y a pas encore atteint son volume normal. Là où les conduits urinaires sont étendus, la portion distale d'un canal peut être coincé sous ce conduit.

Dans la région postérieure il peut y avoir plus d'un canal par segment et par côté, par le fait que plusieurs néphrons, qu'on pourrait qualifier de secondaires, en possèdent aussi un (voir tableau II). La présence de tels néphrons est surtout remarquable dans les deux derniers segments. Plusieurs de leurs canaux sont assez incomplets ou même rudimentaires et ne sont même pas dirigés en sens ventral mais en sens latéral (fig. 16). Des cas pareils se rencontrent d'ailleurs chez *Amia* (DE SMET, 1963). Tel que le fait voir le tableau II, le côté gauche de cette larve de 24 mm présente 6 de ces néphrons secondaires à canal (dont 1 à canal incomplet) et le côté droit en présente 8 (dont 3 à canal incomplet). Il vaut la peine de signaler que ces néphrons secondaires à canal péritonéal reçoivent leur sang directement de l'aorte, ce qui est un caractère qui est plutôt propre aux néphrons primaires. On pourrait donc juger que dans ces segments postérieurs plusieurs néphrons à caractère primaire sont venus compléter la première série.

Les tableaux II et III renseignent sur l'avancement de l'atrophie des canaux péritonéaux chez les larves. Il y a des larves dont l'opisthonéphros complet pouvait être étudié : une de 24 mm, une de 27 mm, une de 29 mm, une de 37 mm et une de 45 mm; dans plusieurs cas cependant l'inspection minutieuse n'a pu être complète (larves de 27 mm et 45 mm). D'autre part des séries de sections de la partie antérieure d'autres larves, mesurant 29 mm et 32 mm, ont également servi pour acquérir quelques notions, qui sont comprises dans le tableau. A des fins de comparaison, les données de BUDGETT sur le côté droit d'une larve de 30 mm ont été également incorporées dans les tableaux, mais en tenant compte d'une adaptation de la numérotation des segments opisthonéphrétiques. Non comprises dans le tableau II, mais bien dans le tableau III, sont les observations sur la partie postérieure d'une larve de 62 mm, qui était également à notre disposition; chez elle les canaux existent toujours dans ces segments postérieurs.

C'est chez des spécimens de cette longueur de 62 mm que le processus touche à sa fin, puisque chez des spécimens de 76 mm et plus, dont le rein a été inspecté minutieusement au microscope binoculaire, aucune trace n'en a plus été observée; BUDGETT signale d'ailleurs la même chose chez des spécimens de 90 mm.

Ainsi qu'il a été signalé plus haut, des vestiges de canaux se retrouvent parfois sous forme de cordons cellulaires. Lorsqu'un tel cordon se situe tout près de l'hilus de la gonade, on pourrait être enclin à y voir l'ébauche d'un canal génital, si on se limitait seulement à l'inspection d'une coupe unique. La figure 19 donne une illustration d'une telle image; elle intéresse le 18e segment gauche de la larve de 37 mm. Dans ce segment, il s'agit

TABLEAU II

Présence de canaux péritonéaux

Segment musculaire	Segment opistho-néphrétique	Larve de 9,6 mm D	Larve de 9,6 mm G	Larve de 24 mm D	Larve de 24 mm G	Larve de 27 mm D	Larve de 27 mm G	Larve de 29 mm D	Larve de 29 mm G	BUD-GETT (30 mm) D	Larve de 37 mm D	Larve de 37 mm G	Larve de 45 mm D	Larve de 45 mm G
6	1													
7	2													
8	3													
9	4													
10	5													
11	6													
12	7													
13	8	—	—											
14	9	—	×											
15	10	×	+											
16	11	+	+											
17	12	+	+		×		×							×
18	13	+	+		×		×							×
19	14	+	?		×		+	+			×		×	×
20	15	+	+	+		+	+		+		×	×	+	×
21	16	+	+	+	+	+	+	+					+	×
22	17	+	+	+	+	+		+	+		×	×	×	×
23	18	+	+	×		+	+	×	+	+	×	×	+	
24	19	+	+	+		+	+		×		×	×	+	÷
25	20	+	+		+		+	+	+		×	×	+	×
26	21	+	+	+	+		+	+			+		×	+
27	22	+	+	+	×	+	+	×	+		+	+	+	+
28	23	+	+	+	×	+	+	×	×	+		+	+	+
29	24	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		
30	25			×	+	+	+	+	+		+	+		
31	26			+	×			+	+	+	+	+		
32	27			+	+	+		+	+	+	+	+		
33	28			+	+	+	+	+	×	+	+	+		
34	29			+	+	+	+	+	×	+	+	+		
35	30			+	+	+	+	×	+	+	+	+	pas contrôlé	pas contrôlé
36	31	néphrons pas bien développés		+ S	+ S	+	+	×	+	+	+	×		
37	32			+	+	+	+	+	+	+	+	+		
38	33			+ S	+ S	+	+	+ S	+	+	+	+		
39	34			+ (S)	+	+ (S)		+ S	+	+ S	+	+ (S)		
40	35			+ (S)	+	+		+ S	+ S	+	+	+		
41	36			+ S	+ S	+		+ (S)	+	+	+	+		
42	37			+ (S)	+ S	+ S	pas contrôlé	+	+	+	+	+		S
43	38			+ S	+ S	+ S		+	+ S	+	+ S	+ (S)	+ S	+ S
44	39			+ S	+	+		+	+	+	+ S	+ S	+ (S)	+ (S)
45	40			(+)	(+) (S)	+ S		+ (S)	+		+ S	+ S	+ S	+
46	41				(+)	+	×	+ (S)	+ (S)		+ (S)	+ (S)	(+) (S)	(+) (S)
47	42						—					(+)	(S) (+)	

+ : canal complet.
x : canal incomplet.
s : canal chez un néphron secondaire.
(s) : canal incomplet chez un néphron secondaire.

TABLEAU III

Progrès de l'atrophie des canaux péritonéaux
dans les segments opisthonéphrétiques

	24 mm	27 mm	29 mm	29 mm	30 mm	32 mm	37 mm	45 mm	62 mm
Nombre total de canaux complets	51	?	46	?	?	?	43	?	2 ?
Segment qui contient le vestige le plus antérieur	12	12	14	14	?	12	14	12	36 ?
Segment qui contient le canal complet le plus antérieur	15	14	14	15	18	12	21	15	40 ?
Segment jusqu'où une absence complète peut se manifester	20	27	24	—	25	—	23	?	—
Segment jusqu'où une forme d'atrophie peut se manifester	26	27 ?	31	—	?	—	31	?	—
Premier segment dans lequel un néphron secondaire possède un canal péritonéal complet	31	33	33	—	34	—	38	37 ?	—

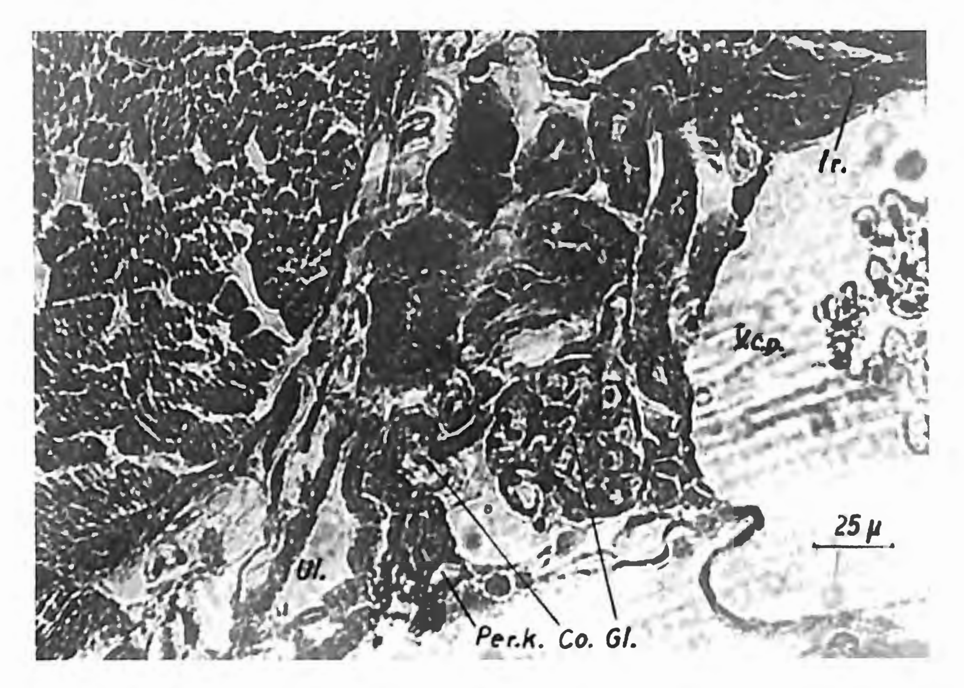


Fig. 18. — Corpuscule de Malpighi primaire dans la partie postérieure (41e segment opisthonéphrétique) du côté droit d'une larve de 29 mm. — Co. : collet — Gl. : glomérule — Ir. : groupement de cellules interrénales — Per. k. : canal péritonéal — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure.

de deux cordons cellulaires dont l'un est long de 70 µ et l'autre (celui de la figure) de 250 µ. Une inspection des coupes environnantes suffit pour s'en convaincre qu'il s'agit bien d'un cordon cellulaire dégénérant et pas du tout d'une supposée formation d'un canal génital; d'ailleurs l'aspect des cellules indique la décomposition et pas du tout la formation d'une nouvelle structure. Des images pareilles se voient dans le 20e segment gauche de la larve de 45 mm et dans plusieurs segments du spécimen de 62 mm. Dans aucun cas elles n'ont rien à voir avec la formation d'un canal génital, quoiqu'on puisse en penser à première vue.

Il convient de noter aussi que de la même façon la strie épithéliale qui recouvre la cavité péritonéale sous le conduit urinaire, n'a rien à voir ni avec une ébauche de canal génital ni avec les entonnoirs des canaux péritonéaux, contrairement à ce que BUDGETT pensait (1902) et à ce que d'autres auteurs, tels que MASCHKOWZEFF ont repris dans leurs études. Ceci est expliqué d'ailleurs plus en détail dans une publication sur les conduits génitaux.

Signalons quand même un fait intéressant, qui pourrait avoir des rapports avec la formation des conduits génitaux féminins. Chez la larve de 37 mm le néphron primaire du 38e segment du côté droit présente une

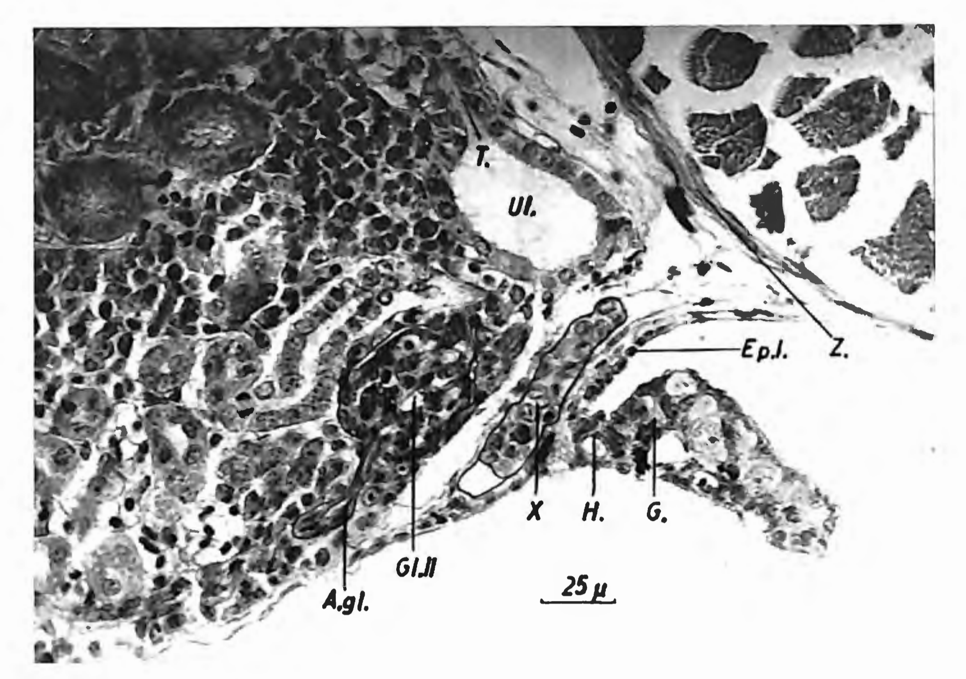


Fig. 19. — Exemple d'un restant particulier (×) d'un canal péritonéal dans le 18e segment opisthonéphrétique du côté gauche d'une larve de 37 mm. — A. gl. : artériole glomérulaire — Ep. l. : épithélium particulier de la zone gonadique — G. : gonade — Gl. II : glomérule d'un néphron secondaire — H. : hilus de la gonade — T. : tubule — Ul. : conduit urinaire — Z. : nerf.

atrophie remarquable. Son corpuscule de Malpighi s'est détaché de son tubule et de son canal péritonéal et est en pleine décomposition. De même ce tubule est en pleine dégénérescence. Mais le canal péritonéal est resté bien conservé et son entonnoir péritonéal est fort dilaté. Il est d'importance de noter que cet entonnoir se trouve plus ou moins au niveau où chez les spécimens adultes se trouve l'entonnoir de l'oviducte (à savoir le 38e segment). Mais il convient de noter aussi que rien de pareil ne se présente du côté gauche de cette larve et que chez la larve de 45 mm il n'y a rien de pareil non plus.

Des sections de la région postérieure de l'opisthonéphros d'un spécimen de 62 mm sont un peu plus illustratives à cet égard, puisqu'elles laissent voir une ébauche d'oviducte. Celle-ci semble s'y développer sans rapport avec les canaux péritonéaux. Des deux côtés du rein on y voit l'oviducte sous forme d'un tube à bout postérieur en cul-de-sac et à bout antérieur s'ouvrant sous forme de trou béant, peu comparable à un entonnoir. Faute de preuves directes, il semble peu probable que l'entonnoir d'un des canaux péritonéaux ait joué un rôle dans la formation de cet oviducte.

Puisque chez des spécimens adultes de *P. senegalus senegalus* l'entonnoir de l'oviducte se situe dans la région du 37e segment opisthonéphré-

tique, on peut conclure que les sections de cette larve de 62 mm traiteraient les zones entre le 34e et le 41e segment opisthonéphrétique. Cette conclusion permet dès lors de faire quelques observations intéressantes sur la présence de canaux péritonéaux et de leurs vestiges chez ce spécimen. En effet, on peut dire que chez ce spécimen des canaux péritonéaux complets sont présents dans le 40e segment (la partie droite du rein étant un peu endommagée, il n'est pas tout à fait convaincant si de ce côté-ci un canal péritonéal complet persiste toujours), que des vestiges de canaux se retrouvent dans les 39e, 40e et 41e segments de gauche et dans le 39e de droite, et que d'autres vestiges sous forme de cordons se laissent reconnaître à un niveau plus antérieur qui peut atteindre le 36e segment (voir tableau III). Signalons aussi que chez ce spécimen on peut remarquer quelques images de cordons cellulaires près du hilus de la gonade (tel que le cas cité plus haut), dans les 37e et 38e segments du côté droit et dans les 38e, 39e et 41e segments du côté gauche.

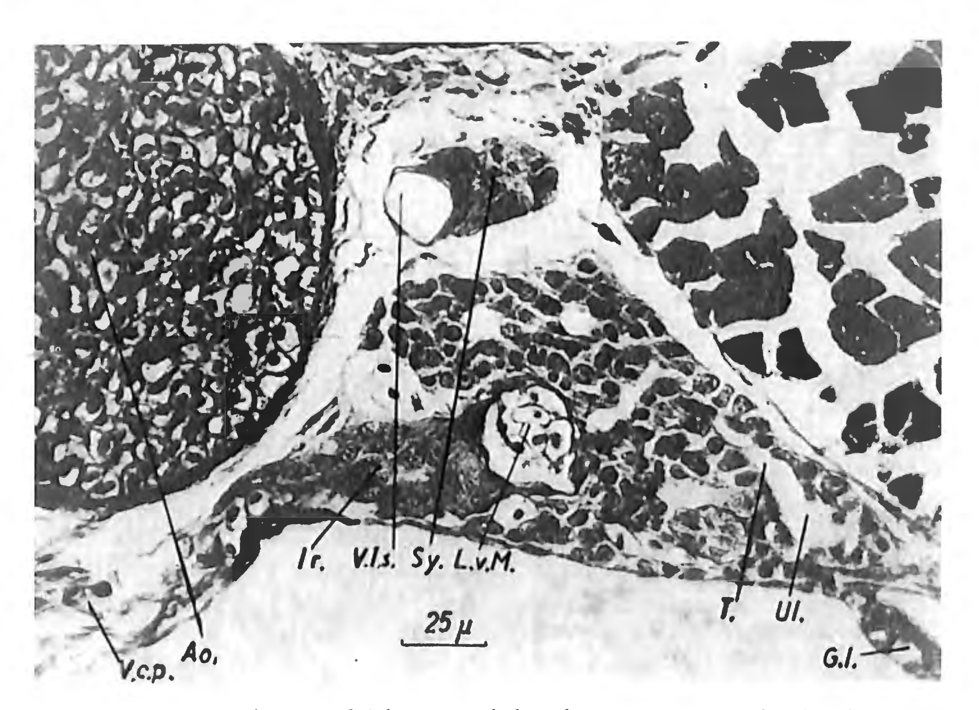


Fig. 20. — Corpuscule de Malpighi anormal dans le 3e segment opisthonéphrétique du côté gauche d'une larve de 29 mm. — Ao. : aorte — G. l. : crête génitale — Ir. : groupement de cellules interrénales — L. v. M. : corpuscule de Malpighi — Sy. : chaîne sympathique — T. : tubule — Ul. : conduit urinaire — V. c. p. : veine cardinale postérieure — V. l. s. : vaisseau lymphatique sous-vertébral.

TROISIEME CHAPITRE

L'OPISTHONÉPHROS (LES REINS) DES SPÉCIMENS ADULTES

Les transformations qui se sont opérées dans l'opisthonéphros des larves de 24 mm à 45 mm et qui continuent à se manifester après, conduisent à l'existence d'un organe pair, dont chaque constituant peut être appelé un rein. En effet, au fur et à mesure que l'opisthonéphros s'est scindé en une partie gauche et une partie droite, que les canaux péritonéaux ont disparu et que les différences entre néphrons primaires et secondaires se sont effacées, l'aspect général est devenu celui des reins des spécimens adultes.

Dans une autre étude (DE SMET, 1960), une description détaillée du néphron des Polyptères avait déjà été donnée, de même qu'une description générale des reins. Il n'y a donc pas de raison de répéter tout cela ici. Le chapitre suivant se limitera donc plutôt aux transformations que le tissu rénal subit après le stade des larves de 45 mm, ainsi qu'à quelques détails qui méritent une attention particulière. Quelques autres particularités qui se rapportent aux organes excréteurs, tels que les gonades et les gonoductes, sont traitées dans une autre publication.

Signalons que des informations générales sur les reins des Polyptères avaient déjà été données dans les descriptions de MÜLLER (1844), de HYRTL (1854), de JUNGERSEN (1895) et de BUDGETT (1900). LEBEDINSKY (1895) en avait donné sur les reins de l'espèce voisine *Calamoichthys calabaricus*, mais cette description est fort confuse; JESPERSEN (1967) en a donné aussi sur cette espèce-ci.

A. La métamérisation du tissu rénal

Le tissu rénal des spécimens adultes montre des expansions successives, qui sont différentes de celles qui existaient pendant la vie larvaire. En effet, ces expansions sont toujours dues aux structures, qui moulent la masse du tissu hématopoiétique (dans lequel les néphrons se trouvent). Or, au fur et à mesure que les vertèbres osseuses et les côtes se développent, ce tissu hématopoiétique est soumis à d'autres pressions que celles d'auparavant.

Puisqu'on avait parlé chez les larves de segments opisthonéphrétiques, qui étaient limités par des côtes cartilagineuses (fig. 10), il convient d'employer maintenant un autre terme pour désigner les dispositions chez les spécimens adultes. Dans ce cas-ci le terme de métamères est bien à sa place et correspond à la signification que STARCK y a attribué (STARCK, 1963, p. 394). On peut donc parler de « métamères rénaux ».

Le développement des vertèbres des Polyptères a déjà été touché dans les études de BUDGETT (1900), de GUITEL (1914), de SEVERTZOV

(1926), d'EMELIANOV (1926) et de DAGET (1950). Il peut suffire de signaler ici que la première apparition d'une vertèbre s'indique sous forme de trois paires de noyaux cartilagineux, qui apparaissent par myosepte à côté de la chorde dorsale; ils sont respectivement les noyaux neuraux, transversaux et ventraux. Les noyaux ventraux nous intéressent plus particulièrement puisqu'ils se sont montrés responsables pour la segmentation du tissu opisthonéphrétique lorsqu'ils prenaient de l'expansion sous forme de côtes ventrales. Indépendamment de ces trois formations paires, des côtes dorsales (les Polyptères sont les seuls animaux qui ont aussi bien des côtes ventrales que dorsales) naissent dans les myoseptes et vont se raccorder aux noyaux transversaux. Les noyaux neuraux se transforment en arcs neuraux.

Le corps ou centre de la vertèbre s'établit sans avoir de rapport avec ces trois formations paires cartilagineuses; il est osseux dès le début en faisant son apparition par une ossification du tissu conjonctif par myosepte près de la chorde dorsale. Bientôt une robe osseuse apparaît aussi sur les noyaux cartilagineux neuraux et latéraux de chaque myosepte et les raccorde au corps vertébral correspondant. L'ossification apparaît aussi sur les côtes ventrales, mais celles-ci restent indépendantes du corps vertébral. Puisque chaque corps vertébral s'accroît en plusieurs sens, il va à la rencontre de celui qui se trouve avant lui et de celui qui se trouve derrière lui. Par ce processus la chorde dorsale est pincée en morceaux successifs (ce qui n'est pas complètement le cas chez *Calamoichthys*) et les corps des vertèbres deviennent amphicèles.

Ce qui est d'importance pour le tissu rénal est le fait que la tête de chaque côte ventrale (restée indépendante) est poussée de plus en plus vers l'avant par la croissance du corps de la vertèbre. Une telle côte (qui était d'ailleurs responsable de la segmentation du tissu opisthonéphrétique) occupera donc de plus en plus une position oblique (surtout dans la région antérieure) et elle poussera une partie du tissu rénal vers l'avant. A cause de ce processus des parties du tissu rénal vont être poussées dans les concavités qui existent dans la partie ventrale de chaque corps vertébral. Il s'ensuit qu'il y a dorénavant une série d'expansions successives du tissu rénal, et que celles-ci sont en somme différentes de celles chez les larves; en effet, une quantité du tissu du segment opisthonéphrétique larvaire a été poussée vers le territoire du segment précédent.

Cette nouvelle disposition mérite donc quelques nouvelles considérations. En effet, puisque la première vertèbre s'est développée dans le myosepte entre le 5e et le 6e segment musculaire (voir l'étude sur la région occipitale), le tissu rénal de ses concavités provient du premier segment opisthonéphrétique. Le tissu dans les concavités de la deuxième vertèbre (issue entre le 6e et le 7e segment musculaire) provient partiellement de ce même premier segment mais surtout du deuxième. La concavité de la troisième vertèbre contient du tissu du deuxième et du troisième segment, — et ainsi de suite. Les métamères rénaux des spécimens adultes comprennent donc une partie du territoire du segment opistho-

néphrétique qui porte le même numéro, plus une partie de celui du segment précédent. Dans la partie postérieure du tronc la rotation des côtes ventrales est moins prononcées et les côtes y sont d'ailleurs plus épaisses. Les métamères rénaux y répondent donc mieux aux segments opisthonéphrétiques larvaires, sans toutefois s'y corroler complètement.

Ce processus de la transformation de l'aspect dorsal du tissu rénal se fait tout graduellement et s'achève au moment où la colonne vertébrale et les séries des côtes ont acquis leur forme définitive, ce qui semble être le cas chez des spécimens de 120 mm à 150 mm.

B. L'aspect des reins

Il a été signalé dans le chapitre précédent qu'une scission du tissu opisthonéphrétique en moitié droite et moitié gauche s'est mise en marche pendant la vie larvaire. C'est un processus qui continue dans les stades suivants et qui mène à une scission complète chez les spécimens de plus de 100 mm. Une description en a déjà été donnée dans l'étude sur le développement du système veineux (DE SMET, 1969), ce qui rend toute nouvelle description superflue. Rappelons seulement que la veine cardinale postérieure vient se situer dans le rein gauche pour les trois quarts postérieurs du rein et dans le rein droit pour le quart antérieur, et que de nombreuses veines traversent le plan médian (fig. 10).

TABLEAU IV

Dimensions de l'opisthonéphros de quelques spécimens

Spécimen	Largeur moyenne de l'ensemble (en μ)	Largeur moyenne d'un rein (en μ)	Hauteur moyenne (en μ)	Longeur de l'opisthonéphros
Larve de 9,6 mm	300	150	75	—
Larve de 24 mm	550	225	175	9,8 mm
Larve de 37 mm	700	300	225	15 mm
Larve de 45 mm	1 100	450	325	19,2 mm
Larve de 59 mm (GUITEL)	?	625	?	?
Larve de 62 mm	1 400	600	400	?
Spécimen de 90 mm	1 900	800	600	?
Spécimen adulte (*)	2 500	900	600	107 mm

(*) Données sur un *Polypterus retropinnis* de 20,5 cm.

Au cours de ces processus les dimensions des reins se modifient. Le tableau IV donne leurs dimensions à plusieurs stades représentatifs de la croissance. Chez les spécimens adultes elles doivent s'exprimer pour le rein gauche et le rein droit et elles comprennent alors aussi les tissus conjonctifs des gaines, les vaisseaux sanguins (surtout la veine cardinale postérieure) et les conduits urinaires. Des spécimens de moins de 45 mm ont été compris dans ce tableau, mais il faut alors comprendre par « rein » une moitié de l'opisthonéphros.

On remarque dans ce tableau que pendant la vie de l'individu l'opisthonéphros s'accroît surtout en largeur et peu en hauteur. Ceci est dû à l'emplacement particulier des reins dans le toit de la cavité abdominale. Signalons ici que les dimensions se rapportent à des spécimens des espèces *P. senegalus* et *P. retropinnis*; chez *P. bichir* le rein est un peu autre, étant plus aplati.

A cause de ces deux phénomènes (scission longitudinale et aplatissement) l'opisthonéphros est devenu une double bande assez aplatie, qui montre des expansions métamériques, qui se logent dans les concavités des vertèbres.

Des discontinuités peuvent apparaître dans ces tissus. En voici deux exemples :

— un spécimen de 20,5 cm de *P. retropinnis* montre une discontinuité complète (sur une distance de 50 μ) de son rein gauche entre le 7e et le 6e métamère. Chez ce même spécimen il y a une discontinuité partielle entre le 11e et le 12e métamère du rein droit; à cet endroit le tissu rénal n'y est représenté que par deux bandelettes de tissu hématopoiétique à côté du conduit urinaire (fig. 21);
— chez un autre spécimen de la même espèce, long de 20,2 cm, la discontinuité est complète des deux côtés entre le 6e et le 7e métamère; il y a aussi une discontinuité partielle entre le 7e et le 8e.

Les vestiges pronéphrétiques ont généralement disparu chez les spécimens adultes, mais ils subsistent encore sous l'une ou l'autre forme chez ceux de 45 mm à 135 mm. Une relation de ce tissu avec celui du rein se retrouve encore des deux côtés chez des spécimens de 72 mm et 101 mm; elle se limite au côté droit chez un spécimen de 80 mm de *P. bichir bichir* et chez un de 125 mm de *P. bichir lapradei*, et elle a disparu des deux côtés chez un spécimen de 76 mm de l'espèce habituelle. Il convient de noter ici que chez ces spécimens les artères sous-clavières ont déplacé leur point d'origine vers l'avant (voir DE SMET, 1965) et ne conviennent plus comme points de référence pour reconnaître la limite entre la partie pronéphrétique et la partie opisthonéphrétique.

Le rein peut subir une sérieuse réduction de volume dans ses métamères les plus antérieurs. Ceci pourrait se comprendre par le fait que les deux premiers segments opisthonéphrétiques ne contiennent jamais de néphrons, mais seulement du tissu hématopoiétique avec des groupements

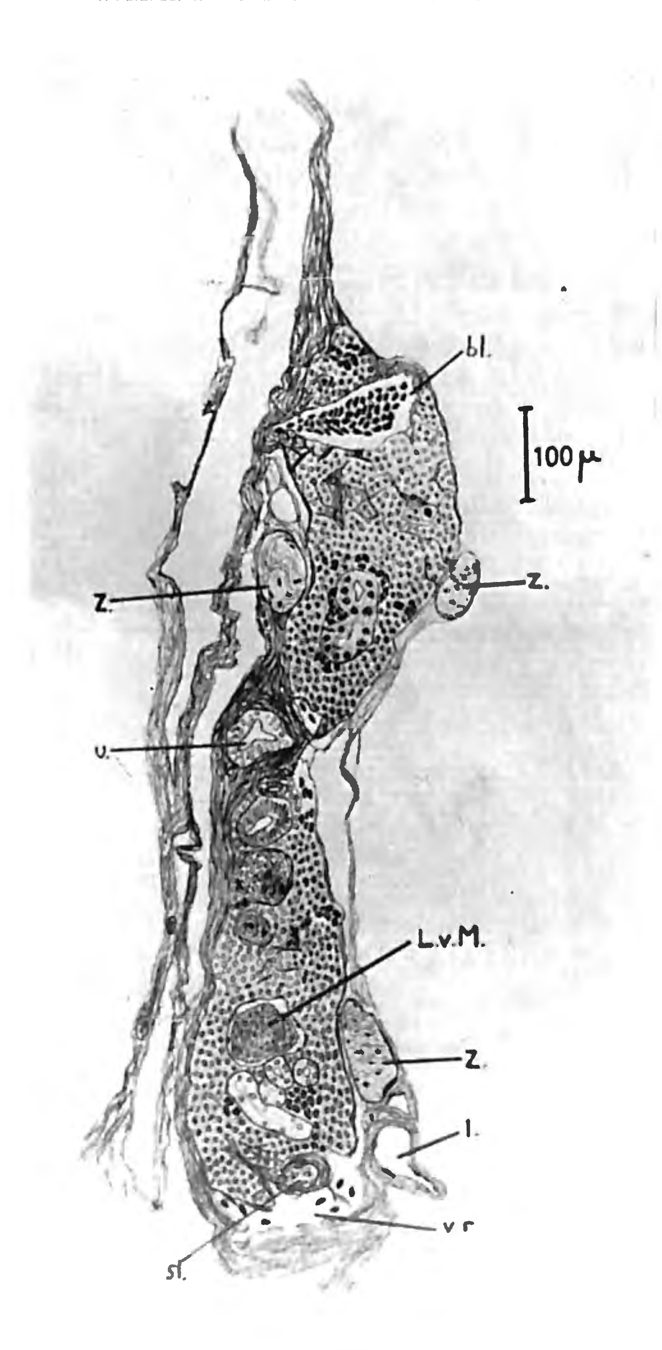


Fig. 21. — Exemple de la discontinuité du tissu opisthonéphrétique chez des spécimens adultes : 12e métamère rénal droit d'un spécimen de 20,5 cm de *Polypterus retropinnis*. — bl. : vaisseau sanguin — l. vaisseau lymphatique — L. v. M. : corpuscule de Malpighi — sl. : artériole — u. : conduit urinaire — v. r. : veine rénale — z. : nerf.

interrénaux, et par le fait que ce tissu devient poussé dans les concavités vertébrales au fur et à mesure que le flux sanguin veinaux gagne d'importance. Mais ces deux faits ne suffisent pas pour expliquer la configuration remarquable qui peut apparaître dans les métamères les plus antérieurs du rein droit. C'est la veine cardinale postérieure qui en est responsable, puisqu'il va occuper par son volume tant de place que les néphrons y vont disparaître. Ceci se remarque déjà chez le spécimen de 45 mm; les néphrons n'y existent qu'en nombre limité dans le 3e métamère rénal de la partie droite du rein. Chez un spécimen de 80 mm de *P. bichir lapradei* une grande lacune veineuse existe dans le tissu hématopoiétique de cette région du 3e métamère droit; les néphrons y sont en dégénérescence. Au fur et à mesure que ces néphrons dégénéreront davantage et que la lacune veineuse sera intégrée dans le cours de la veine cardinale postérieure, cette région changera complètement d'aspect. Une chose pareille a été signalée par GUITEL chez une larve de 59 mm.

Les effets de cette transformation sont bien visibles chez un spécimen de *P. retropinnis* de 20,5 cm; le rein droit n'y présente ses néphrons les plus antérieurs que dans le 6e métamère rénal (quoique le rein gauche en possède déjà dans le 3e). Il est illustratif d'indiquer en quoi consistent les restes de ces métamères rénaux antérieurs droits; ils sont logés dans les concavités des vertèbres et ne montrent plus la moindre continuité entre eux :
— le 1er : un petit groupement de tissu interrénal en pleine atrophie, plus du tissu conjonctif;
— le 2e : une toute petite masse de tissu hématopoiétique, logée dans la paroi de la veine cardinale postérieure;
— le 3e : un groupement interrénal;
— le 4e : un groupement interrénal;
— le 5e : du tissu hémapoiétique avec un petit groupement interrénal;
— le 6e : du tissu hématopoiétique avec des néphrons et des groupements interrénaux (fig. 22); ceci est donc la forme normale et son tissu forme une bande continue, avec les métamères suivants.

Pour le rein gauche de ce spécimen la configuration est la suivante :
— le 1er : un groupement interrénal avec un bord de tissu hématopoiétique;
— le 2e : la même chose;
— le 3e : du tissu hématopoiétique avec des néphrons et des groupements interrénaux étant en continuité avec les métamères suivants.

La figure 3 de l'étude sur les groupements interrénaux (DE SMET, 1970a) peut servir d'illustration de la situation au niveau des 3es métamères rénaux de ce spécimen. La figure 22 de l'étude présente indique celle du 6e métamère.

Le reste du rein, c'est-à-dire le territoire compris entre le premier métamère rénal fonctionnel et le dernier (le 41e ou 42e), montre un aspect

général qui reste plus ou moins identique dans chaque métamère : des néphrons et des groupements interrénaux situés dans du tissu hématopoiétique, dans lequel des vaisseaux veineux abondent. Les conduits urinaires se trouvent sur les bords latéraux de cet organe (excepté dans les 10 premiers métamères). Les gonades (ou les crêtes génitales) sont suspendus au bord ventral du rein, médialement par rapport à ces conduits. Dans le cas des spécimens féminins deux oviductes sont présents dans le territoire des derniers métamères, étant situés sous les bords latéraux.

L'aorte se trouve plus ou moins entre les deux reins. Sa paroi ventrale sert de point d'attache pour le mésentère (auquel le sac aérien droit est suspendu dans la moitié postérieure de la cavité abdominale). Des deux côtés de l'aorte il y a un vaisseau lymphatique sous-vertébral plus une chaîne nerveuse sympathique (fig. 21 et 22). Cette dernière présente localement (mais pas métamériquement) des ganglions d'où sortent des faisceaux nerveux latéraux.

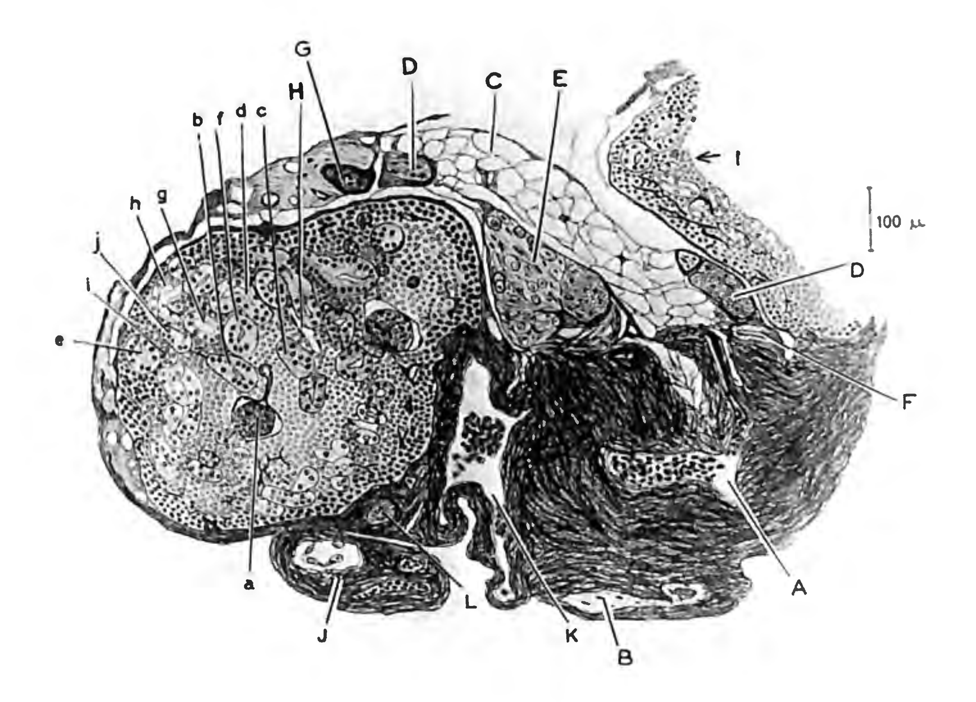


Fig. 22. — Coupe transversale du 6e métamère rénal droit (le premier métamère normal) d'un spécimen de 20,5 cm de *Polypterus retropinnis*. — a-j : coupes à travers les circonvolutions d'un même néphron, indiquées selon leur succession (cfr. DE SMET, 1960). — A : aorte — B : tissu musculaire lisse appartenant au mésentère dorsal — C : tissu adipeux de la paroi dorsale du rein — D : nerf sympathique — E : ganglion de la chaîne sympathique — F : vaisseau lymphatique sous-vertébral — G : artériole segmentaire — H : veine rénale — I : tissu hématopoiétique du rein — J : crête génitale avec ses vaisseaux — K : veine cardinale postérieure — L : reste du conduit pronéphrétique (le conduit urinaire de l'opisthonéphros n'existe pas à ce niveau-là).

De nombreuses artérioles sortent de l'aorte et donnent des branches qui se distribuent dans la gaine rénale et dont un bon nombre conduit aux corpuscules de Malpighi. Lorsque plusieurs corpuscules dépendent d'une même artériole, ils sont souvent groupés autour d'elle sous une forme qui rappelle une grappe de raisins. Les artérioles efférentes des glomérules se déversent dans les sinusoïdes qui irriguent le tissu hémato-poiétique et qui conduisent aux nombreux vaisseaux veineux de ce tissu. Parmi ces vaisseaux il y en a quelques-uns qui sortent des gonades.

C. Les conduits urinaires

Chaque rein possède son conduit urinaire. Celui-ci n'est en somme rien d'autre que le conduit pronéphrétique, qui persiste jusqu'à l'état adulte, mais dont la partie antérieure a disparu.

Il mérite d'être retenu que chez les Polyptères le conduit pronéphrétique subit un tout autre sort que chez la plupart des autres Vertébrés; il reste en fonction du système excréteur et il ne contribue en rien au système génital. Le système génital des Polyptères acquiert en effet ses voies d'évacuation propres grâce à des dispositions spéciales dans la région postérieure, tel qu'il est décrit dans une autre publication. Un phénomène pareil se rencontre d'ailleurs chez les Téléostéens. C'est pourquoi il a été évité dès le début d'employer le terme de «canal de Wolff» pour désigner le conduit pronéphrétique des Polyptères.

Le conduit urinaire des spécimens adultes se trouve généralement dans le coin ventro-latéral du rein, tout comme ceci était le cas chez les larves. Dans la région antérieure il peut parfois avoir un autre emplacement (fig. 20). La gaine de tissu conjonctif, qui se rencontrait dans la partie postérieure du rein des larves, s'est épaissie et a gagné toute la longueur du conduit. La conséquence en est que le conduit s'est individualisé davantage par rapport au tissu rénal. Des mélanophores et des lymphocytes ne sont pas rares dans cette gaine. Des fibres musculaires lisses peuvent s'y rencontrer, tel que JUNGERSEN (1900) l'avait déjà signalé; mais des fibres se remarquent assez mal et elles échappent souvent à l'observation (DE SMET, 1960).

Puisque plusieurs néphrons se déversent dans le conduit par métamère rénal, le diamètre s'accroît en volume en sens postérieur (accroissement de la quantité de liquide évacué). Au niveau des premiers métamères la lumière a un diamètre d'à peu près 20 μ et y est circonscrit par un épithélium monostratifié d'une dizaine de cellules cubiques. Mais dans sa partie postérieure l'image est bien différente; chez un spécimen de 62 mm la lumière de cette partie postérieure a un diamètre de plus ou moins 100 μ et y est circonscrite par une trentaine de cellules. Chez les spécimens plus grands ces différences augmentent davantage.

La manière selon laquelle les néphrons entrent en contact avec le conduit, subit également des changements pendant la vie du spécimen. Tandis

que dans les stades larvaires tous les néphrons débouchaient directement dans le conduit, cet état de choses n'existe plus chez les spécimens adultes. En effet, la gaine fibreuse, qui enveloppe le conduit, peut empêcher aux ébauches des nombreux nouveaux néphrons de se trousser un chemin jusqu'à l'épithélium du conduit. La conséquence en est que ces ébauches vont déboucher dans les bouts les plus distaux d'autres néphrons. Au fur et à mesure que le nombre de néphrons s'accroît, le bout distal de l'un ou l'autre néphron servira de canalicule commun pour les autres (jusqu'à 10). Les premières indications de ce phénomène se remarquent déjà chez un spécimen de 45 mm. On les remarque déjà mieux chez un spécimen de 62 mm. Le phénomène est d'ordre commun chez ceux de plus de 100 mm.

Dans la partie antérieure du rein, la portion de l'ancien conduit pronéphrétique qui se trouvait avant le premier néphron, s'est atrophiée pendant la dégénérescence du pronéphros. Mais des fragments de ce conduit peuvent subsister. Chez un spécimen de 37 mm le bout du conduit existait encore une centaine de μ avant le premier néphron, et des boûts isolés (sous forme de canal dégénérant à lumière fermée et à cellules gonflées) se trouvaient bien avant ce lieu. Un phénomène pareil existait chez un spécimen de 45 mm de l'espèce *P. bichir bichir*. Chez des spécimens de plus de 70 mm toute la partie du conduit avant le premier néphron a disparu. Pourtant il y a des cas où un bout isolé peut subsister, comme c'est le cas chez un *P. retropinnis* de 20,5 mm : une structure épithéliale sans lumière, longue de 420 μ, se rencontre en front du premier néphron du côté droit (fig. 22); chez ce même spécimen le conduit gauche commence par l'union de 3 néphrons et le conduit droit par l'union de 13. Signalons aussi que JUNGERSEN (1900) et LEBEDINSKY (1895) ont parlé d'un bout aveugle du conduit, sans toutefois en donner des détails.

Dans la partie postérieure du rein le conduit urinaire des spécimens adultes est un canal assez volumineux qui s'individualise de plus en plus par rapport au tissu rénal. Il fait légèrement hernie dans la cavité péritonéale. Chez les spécimens adultes de sexe féminin (seuls ont été examinés des spécimens de l'espèce *P. retropinnis*), l'épithélium y est pluristratifié (2 à 8 couches de celules) et y acquiert l'aspect d'un épithélium de transition, qui contient des cellules en raquette, dont la hauteur est bien dix fois la largeur et dont le sommet contient une substance muqueuse.

Derrière les bouts postérieurs des reins les deux conduits urinaires atteignent le bord postérieur de la cavité abdominale et s'y infléchissent en bas. Dans leur partie descendante ils s'approchent l'un de l'autre, puis se réunissent pour former un ensemble; celui-ci n'est pas une vessie urinaire mais plutôt un sinus urinaire. Dans cette partie descendante l'épithélium est pluristratifié, aussi bien chez les spécimens mâles que femelles, mais il ne contient des cellules en raquette que chez les spécimens femelles. Il n'est pas rare de remarquer des parasites encapsulés dans cet épithélium.

Dans le chapitre précédent il avait été signalé que pendant la vie larvaire le cloaque s'était scindé en une partie anale (antérieure) et une partie uri-

naire (postérieure) (voir d'ailleurs l'étude sur le cloaque). La partie urinaire est en somme le point de rencontre de ces deux conduits urinaires et est donc le sinus urinaire. Lorsque les bouts postérieurs de ces conduits sont dilatés (ce qui est probablement dû à un remplissage par l'urine), cette disposition peut donner l'impression que le sinus soit une structure paire, divisée par une cloison médiane (fig. 21). C'est probablement à de telles différences de l'état physiologique que sont dues les différences dans les descriptions de BUDGETT (1900) et d'AREFIEF (1926).

Chez des spécimens de plus de 100 mm les conduits génitaux se sont ouverts dans ce sinus, un de chaque côté. On peut donc parler dorénavant d'un sinus uro-génital. Ce sinus s'ouvre à l'extérieur par un méat qui se trouve sur un petit bouton derrière l'anus, et qui est entouré par un sillon. Cette partie distale du sinus est pourvue d'une gaine qui contient des fibres musculaires ce qui lui donne l'aspect d'un sphincter. Les dispositions de ce sinus uro-génital (dans le deux sexes) font l'objet d'un description dans l'étude sur les gonoductes des Polyptères.

RÉSUMÉ

Chez les Polyptères (poissons brachioptérygiens) la partie antérieure du système excréteur se développe de bonne heure, se déploie pendant la vie larvaire et s'atrophie après; c'est le pronéphros. L'autre partie est un ensemble qui ne se développe que pendant la vie larvaire; elle s'étend sur la longueur presque entière de la cavité abdominale; c'est l'opisthonéphros. Quoique la région postérieure de cet opisthonéphros montre quelques différences par rapport aux autres régions, il n'y a pas raison de la distinguer comme un organe particulier, qui serait un métanéphros.

L'opisthonéphros des Polyptères a la particularité de ne pas être en rapport direct avec les gonades et de ne servir nullement d'organe d'évacuation pour eux. Ceux-là n'ont d'ailleurs qu'un rapport positionnel, puisqu'étant suspendus à la paroi ventrale de l'opisthonéphros.

Une autre particularité du système excréteur des Polyptères est le fait que les conduits pronéphrétiques deviennent les conduits urinaires de l'opisthonéphros, et ne se scindent pas en plusieurs parties; aucune partie de ces conduits ne sert à l'évacuation de produits génitaux.

Les néphrons n'apparaissent qu'assez tard. Ils s'édifient de la façon qui se retrouve chez bon nombre de Vertébrés, mais qui n'est pas la façon classique, plusieurs cellules forment une concentration, qui se transforme en structure sphéroïde, puis en structure tubuleuse et qui atteint le conduit urinaire ou le bout postérieur d'un autre néphron. Les différenciations de ces structures sont : une capsule de Bowman, qui enveloppe un glomérule, et d'où part le tubule et (du moins pour les néphrons primaires et pour quelques-uns parmi les néphrons secondaires) un canal péritonéal. Celui-ci est d'existence éphémère; il dégénère sans laisser de traces. Plus tard une différenciation des cellules des tubules laissera distinguer plusieurs segments et leurs zones.

Chez les larves de 5,5 mm une première série de néphrons, les néphrons primaires, s'édifie a rato d'une ébauche par segment musculaire et par côté. Les ébauches des premiers néphrons apparaissent dans la région entre le 10e et le 18e segment musculaire, ce qui est la région qui se trouve près du bord postérieur de la masse vitelline. La formation de nouveaux néphrons suit de très près le déplacement du cloaque vers l'arrière, jusqu'à ce que celui-ci atteigne le niveau du 46e ou 47e segment musculaire. Entre-temps la masse vitelline a été résorbée et quelques néphrons apparaissent également en avant de la série établie, notamment dans la région du 8e ou 10e segment musculaire. L'approximation entre conduit pronéphrétique et tissu néphrogène est probablement le facteur responsable de l'apparition des ébauches primaires.

D'autres néphrons viennent joindre cette première série dans les stades larvaires suivants. Chez ces néphrons secondaires le canal péritonéal fait d'habitude défaut. Puisque le tissu néphrogène n'est pas épuisé après la formation de cette série, une édification de nouveaux néphrons se fait continuellement, de sorte que chez des spécimens adultes il peut y en avoir plusieurs dizaines par métamère rénal.

Des cellules du tissu hématopoiétique sont apparues dans la région opisthonéphrétique aux mêmes stades que dans la région pronéphrétique. Bientôt ce tissu forme un ensemble qui s'étend depuis le point antérieur de la région pronéphrétique jusqu'au bout postérieur de la région opisthonéphrétique; il est le constituant principal du système excréteur et il enveloppe les néphrons. Les artères sous-clavières, qui se situent au niveau de la limite entre le pronéphros et l'opisthonéphros (limite entre le 5e et le 6e segment musculaire), indiquent plus ou moins la limite entre ces deux organes et vont séparer lors de leur augmentation de volume les deux organes l'un de l'autre. L'opisthonéphros s'étend donc sur 41 ou 42 segments musculaires (du moins chez l'espèce *P. senegalus*).

Dans ce tissu opisthonéphrétique il y a également les organes interrénaux. Ils sont surtout bien représentés dans les segments antérieurs et postérieurs.

Une crête génitale est présente des deux côtés sur toute la longueur de l'opisthonéphros, mais elle ne se développe en gonade que dans une partie bien limitée dont l'extension est assez variable selon les sexes et selon les spécimens. Ces organes sont toujours indépendants du tissu opisthonéphrétique.

Pendant la croissance de l'animal la veine cardinale postérieure, qui formait l'axe de l'organe dans les premières périodes larvaires, se déplace vers le côté droit dans le quart antérieur de l'opisthonéphros, et vers le côté gauche dans les autres trois quarts, à cause du modèlement du tissu opisthonéphrétique (tissu hématopoiétique, néphrons, organes interrénaux) dans le toit de la cavité abdominale et à cause de la pression exercée par plusieurs autres organes (surtout par le sac aérien droit). Ces phénomènes vont causer une séparation de l'opisthonéphros en rein droit et rein gauche.

Ce même modèlement transformera la segmentation (due aux côtes ventrales) en une métamérisation (due aux concavités des vertèbres).

Les deux premiers segments (ou métamères rénaux chez les spécimens adultes) restent toujours privés de néphrons. Chez les spécimens adultes les métamères antérieurs subissent une réduction considérable, surtout du côté droit.

Dans son ensemble la constitution de l'opisthonéphros des Polyptères adultes est devenue fort différente de ce qu'elle était pendant la vie larvaire. Malgré tout, ces différences ne sont pas aussi frappantes que celles qui se rencontrent chez la plupart des autres Vertébrés. De ce point de vue cet organe peut servir de modèle pour comprendre bon nombre de structures originaires. La longueur excessive de cet organe et son indépendance par rapport au système génital contribuent à une bonne compréhension.

RESUME

In Polypterus (a brachiopterygian fish) the anterior part of the excretory system early takes its development, then gets much developed, but disappears in later life; this part is the pronephros. The other part of that system is an organ that only begins its development during larval life; it occupies the nearly complete length of the abdominal cavity; this part is the *opisthonephros*. Although its posterior region shows a few differences to other regions, there is no reason for distinguishing it as a special organ that would be a metanephros.

The opisthonephros of Polypterus has some pecularities : it has no direct relation with the gonads and no part of it serves as their evacuation way. So the gonads have but a positional relation, hanging at its ventral wall.

Another peculiarity of the Polypterus excretory system lies in the fact that the pronephric ducts become the excretory ducts of the opisthonephros and that they do not get divided in different parts; no part of them serves for the evacuation of genital products.

Nephrons appear quite late in development. They are built up in a manner that may be found in several groups of Vertebrates, although not being the classical way : several cells get concentrated and this results in a spheroid structure; the latter becomes tubular and reaches the excretory duct or the distal part of another nephron. The main differenciations of this anlage are : a Bowmanian capsule, that envelopes a glomerulus, and from which there leaves a tubule and (at least in primary nephrons and in some secondary ones) a peritoneal channel. The latter is but short of existence; it degenerates without letting any trace. A differentiation of the tubule cells will cause the existence of several segments and their zones.

In larvae of about 5.5 mm a first series of nephrons (the primary nephrons) gets established in the form of one nephron a segment for both sides of the body. The anlagen of the first nephrons appear in the

region between the 10th and the 18th muscular segment, i.e. in the region near the posterior border of the yolk-sack. The formation of more nephrons extends in a posterior direction and follows closely the migration of the cloaca till the latter reaches the level of the 46th or 47th muscular segment (at least in the species *Polypterus senegalus senegalus* CUVIER). Meantimes the yolk-sack has been resorbed and a few nephrons have also appeared in front of the existing series, i.e. in the region between the 8th and the 10th muscular segment. Probably the approximation between the pronephric ducts and the nephrogenic tissue is the factor responsible for the appearance of primary nephrons.

In the following larval stages other nephrons join this first series. In these secondary nephrons a peritoneal channel generally is absent. Because the nephrogenic tissue is not yet exhausted there is a continual formation of new nephrons; so in the adult specimen several dozens of them may be present in every renal metamere.

Cells of the hematopoietic tissue appear in the opisthonephric region in the same stages as they do in the pronephric region. This tissue forms a whole, that extends from the anterior end of the pronephros till the posterior end of the opisthonephros; it is the principal constituant of the excretory system and it envelopes the nephrons. The subclavian arteries, being situated at the level of the limit between pronephros and opisthonephros (i.e. between the 5th and 6th muscular segment), indicate more or less the limit between these two organs and they will separate them when their volume increases. The opisthonephric tissue has its extension over 41 or 42 muscular segments (in the species *P. senegalus senegalus*).

Interrenal organs exist in the opisthonephric tissue. They are best represented in the anterior and posterior regions.

A genital crest exists at either side all along the opisthonephros, but just a part of it becomes a gonad, depending on the sex and on the concerning specimen. These organs are independent of the opisthonephric tissue.

The posterior cardinal vein is the axis of the opisthonephros during the first larval stages. During the growth of the animal this vein gets deplaced to the right side in the anterior quarter of the trunk and to the left side in the posterior three quarters. The reason of this are the modeling of the opisthonephric tissue (i.e. hematopoietic tissue, nephrons, interrenal organs) in the roof of the abdominal cavity and the pressure of several organs (mostly the principal air-sac). The phenomena cause as well a separation of the opisthonephros in a left kidney and a right one. The modeling also transforms the segmentation (being due to the ventral ribs) into a metamerisation (being due to the vertebral concavities).

The first two segments (or the first two renal metameres in the case of adult specimens) generally remain devoid of nephrons. In adult specimens the anterior metameres may undergo serious reduction, especially at the right side.

In its whole the constitution of the opisthonephros of adult specimens of Polypterus is quite different from that what it was during larval life. But this differences are not so striking as those in most other vertebrates. So these organs may serve as a model for the sake of understanding a lot of original structures. The unusual length of this organ and its independence of the genital system are also useful for a good understanding.

BIBLIOGRAPHIE

ABDEL-AZIZ, I.

1956. Notes on the anatory of larval *Polypterus.* — *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 12, 79-88.

AREFIEF, M. V.

1926. Structure of the urogenital system in *Polypterus* (Résumé anglais d'un texte russe). — *Bull. Soc. Natur. Moscou*, 35, 102-109, 110-111.

BUDGETT, J. S.

1901. On some points in the anatomy of *Polypterus.* — *Trans. zool. Soc.*, 15, 323-338 (Budgett Mem. Vol., 100-119).

1902. On the structure of the larval *Polypterus.* — *Trans. zool. Soc.*, 16, 315-340 (Budgett Mem. Vol., 154-184).

CAMBAR, R.

1948. Recherches expérimentales sur les facteurs de la morphogénèse du mésonéphros chez les Amphibiens anoures. — *Bull. biol. Fr. B.*, 82, 241-285.

DAGET, J.

1950, Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. — *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 36, 391 pp.

DE SMET, W. M. A.

1960. Le néphron de *Polypterus retropinnis* VAILLANT. — *Arch. Biol.*, 71, 367-388.

1963. The nephron of *Amia calva.* — *Acta zool.*, 44, 269-298.

1965. Remarques sur le développement du système branchial des Polyptéridés. — *Ann. Soc. r. zool. Belg.*, 94, 189-211.

1966. Le développement des sacs aériens des Polyptères. — *Acta zool.*, 47, 151-183.

1969. On the development of the venous system in *Polypterus senegalus* (Pisces). — *Journ. Zool.*, 159, 97-129.

1970a. On the interrenal cell-groups of the Polypteridae (Pisces). — *Anat. Anz.*, 126, 391-399.

1970b. The germ cells of *Polypterus* (Brachiopterygii, Pisces). — *Acta morphol. neerl.-scand.*, 8, 133-141.

1975a. Le développement du cloaque et ses transformations ultérieures chez les Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. antverp.*, 62, 45-72.

1975b. Les composants de la région occipitale des Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. antverp.*, 62, 73-94.

1975c. Considérations sur le développement des gonades et des gonoductes chez les Polyptères (Pisces). — *Acta zool. path. antverp.*, 62, 95-127.

— Les structures pronéphrétiques des Polyptères (Poissons brachioptérygiens). — *En presse.*

EMELIANOV, S. V.

1926. Die Entwicklung der Rippen des *Acipenser*, *Amia*, *Lepidosteus* und *Polypterus.* — Résumé allemand d'un texte russe. — *Rev. Zool. russe*, 6, 3-35, 35-38.

GRUENWALD, P.

1943. Stimulation of nephrogenic tissue by normal and abnormal inductors. — *Anat. Rec.*, 86, 321-335.

GUITEL, F.

1914. Contribution à l'étude d'une larve de *Polypterus senegalus* CUVIER. — *Arch. zool. exp. gén.*, 54, 411-437.

HYRTL, C. J.
1854. Über den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoïden. — *Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien*, 8, 65-72.

JESPERSEN, Å.
1967. The structure of the nephron of *Calamoichthys calabaricus* SMITH, 1865 (Polyperini, Pisces). — *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. For.*, 130, 45-61.

JUNGERSEN, H.
1895. « Ueber die Embryonalniere von *Calamoichthys calabaricus* (SMITH) » von J. LEBEDINSKY. — *Zool. Centralbl.*, 2, 54-59.
1900. Über die Urogenitalorgane von *Polypterus* und *Amia*. — *Zool. Anz.*, 23, 328-334.

KERR, J. G.
1907. The development of *Polypterus senegalus* CUV. — *Bulgett Memorial Volume*, 195-284.
1919. Text-book of Embryology. Vol. II : Vertebrata with the exception of mammals. — *London : Macmillan* & Co., 591 pp.

KINDAHL, M.
1938. Zur Entwicklung der Excretionsorgane von Dipnoërn und Amphibien mit Anmerkungen bezüglich Ganoiden und Teleostier. — *Acta zool.*, 19, 1-190.

KOZLIK, F.
1940. Das nephron der Gymnophionen. 3o Mitteilung zu : Über den Bau des Nierenkanälchens. Vergleichend-anatomische Untersuchungen. — *Zschr. Anat. Entw. gesch.*, 110, 767-825.

LEBEDINSKY, J.
1895. Ueber die Embryonalniere von *Calamoichthys calabaricus* (SMITH). — *Arch. mikr. Anat.*, 44, 216-228.

MASCHKOWZEFF, A.
1926. Zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbeltiere auf Grund der Entwicklung des Mesoderms, des Pronephros, der Analöffnung und der Abdominalporen bei *Acipenser stellatus*. — *Zool. Jahrb., Anat.*, 48, 201-272, 457-541.

MÜLLER, J.
1844. Über den Bau und die Grenzen der Ganoïden und über das Naturliche System der Fische. — *Abh. Akad. Wiss. Wien, Berlin*, 32, 117-216.

NIEUWKOOP, P. D.
1948. Some further data concerning the determination of the mesonephros. — *Exper.*, 4, 391-394.

SEVERTZOV, A. N.
1926. Ueber den Bau und die Funktion der Rippen von *Polypterus*. — *Anat. Anz.*, 61, 274-280.

STARCK, D.
1963. Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. — *Zool. Anz.*, 170, 393-428.